А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ LI

6

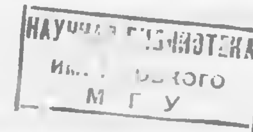
ИЮНЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА 1966 ЛЕНИНГРАД

Адрес Редакции: Ленинград, П-22, ул. проф. Попова, 2
Всесоюзное ботаническое общество. Редакция «Ботанического журнала»



XXIII СЪЕЗД КПСС И СОВЕТСКАЯ БОТАНИКА

Деятельность советских ученых — неотъемлемая составная часть созидательного труда советского народа, строящего коммунистическое общество. Значение этой деятельности, ее удельный вес непрерывно возрастают в связи с возрастанием роли науки в общественном развитии. Программное положение нашей партии о современной науке как непосредственной производительной силе нашло яркое подтверждение в документах XXIII съезда Коммунистической Партии Советского Союза, в частности в «Директивах» съезда по пятилетнему плану развития народного хозяйства на 1966—1970 годы.

В этом документе ряд положений имеет прямое отношение к советским ботаникам, определяя основные задачи, которые ставятся сейчас перед ними. Но прежде всего необходимо подчеркнуть важнейшую общую особенность тех разделов «Директив», в которых идет речь о науке. Партия, в лице своего высшего органа, ставит перед учеными обширные и ответственные задачи. Исходя из этого ученые сами будут определять основные направления развития своей науки и пути решения ее проблем. Большие права, которыми владеют ученые, закономерно связаны с лежащей на них высокой ответственностью за состояние науки, за то, приносит ли она максимальную пользу нашему народу, используются ли ее достижения с максимальным эффектом. Высокая же ответственность ученых с такой же закономерностью требует укрепления демократических начал в научной жизни страны, усиления роли общественных форм ее организации. К таким общественным формам относятся не только научные общества, но и различные научные советы, координирующие исследования в той или иной области науки, и ученые советы, устанавливающие направления деятельности отдельных институтов. При этом особенно сильно возрастает роль научной печати, предоставляющей каждому ученому возможности для наиболее эффективного воздействия на научно-общественное мнение, для защиты и пропаганды своих научных взглядов, для критики того, что представляется ему ошибочным или устарелым, тормозящим движение науки вперед. В докладе А. Н. Косыгина на XXIII съезде КПСС мысль о значении науки в наше время выражена в совершенно определенной форме. Он указывает, что от уровня развития научных исследований, от масштабов практического использования их результатов в огромной степени зависит ход экономического соревнования двух мировых систем. В соот-

ветствии с этим ускорение научно-технического прогресса на основе широкого развития научных исследований и быстрого использования их результатов в производстве рассматривается в «Директивах» Съезда как одно из необходимых условий для решения экономических и социально-политических задач новой пятилетки.

«Директивы» предусматривают ускорение развития как теоретических фундаментальных, так и прикладных научных исследований, при концентрации усилий на наиболее перспективных направлениях науки, обеспечивающих или непосредственный или перспективный практический эффект. Среди этих главных направлений развития науки, намечаемых «Директивами», непосредственно к задачам ботаники относятся:

— дальнейшее изучение процессов, протекающих в живой материи;

— разработка и осуществление мероприятий по усилению охраны природы для более эффективного использования природных богатств страны (в том числе лугов, лесов, степей, тундр и др.).

Надо подчеркнуть, что оба эти направления составляют по существу единое целое. Только на основе глубокого проникновения в самые глубинные процессы, протекающие в живой материи на всех уровнях ее организации — молекулярном клеточном, организменном, племенном (видовом), ценотическом, — возможна разработка подлинно научных мероприятий по охране природы и по рациональному использованию ее богатств. Поэтому указанные направления нельзя ни отрывать друг от друга, ни — тем более — противопоставлять их друг другу. Особенно же опасной представляется тенденция умаления научной и практической значимости исследований, относящихся к тому или иному уровню организации живой материи, связанная с пренебрежительным или в лучшем случае со снисходительным отношением к ряду разделов нашей науки.

Дело в том, что одной из наиболее характерных особенностей в развитии ботаники на современном этапе является все большее взаимопроникновение и взаимообогащение методов, неотвратимо приводящее к стиранию граней между так называемыми «описательными» и «экспериментальными» ее разделами. Эта закономерность отчетливо ощущается и в систематике растений, и в морфологии, и в геоботанике, и в ботаническом ресурсоведении — в каждой из указанных наук в своей особой форме.

Есть свои специфические черты и в осуществлении этой закономерности в нашей стране. Кое-где мы еще значительно отстаем в этом отношении от уровня, уже достигнутого в мировой науке, в других же областях занимаем передовые позиции. Такая неравномерность в развитии отдельных научных дисциплин определяется как характером самих задач, стоящих перед той или иной наукой на данном этапе, так и разной степенью внимания к той или иной науке.

Можно привести два примера в пояснение высказанной мысли. Широкий размах совершенно необходимых, но на известной стадии неизбежно экстенсивных работ по выявлению флористического состава растительного мира нашей Родины, работ, которые, кстати сказать, еще очень далеки от завершения (особенно для таких групп низших растений, как водоросли и грибы), в значительной степени затормозил внедрение в систематику растений новых принципов и методов исследования. В частности, совершенно недостаточное внимание уделялось изучению внутривидовой систематики и

применению цитологических, генетических, биохимических и математических методов. Дело осложнилось и пагубным действием догматизма, которое привело к прекращению замечательных работ Н. И. Вавилова в области систематики культурных растений. Все это в конечном итоге ослабило возможности практического использования результатов таксономических исследований.

Несколько другая обстановка сложилась в геоботанике. Советской геоботанической школе принадлежит вполне заслуженный приоритет в новаторской постановке и в решении ряда кардинальных проблем этой науки. Учение о биогеоценозе, разработанное В. Н. Сукачевым, по самому своему существу требует не только комплексного изучения органического мира на ценотическом уровне, но и познания всей совокупности физико-химических и биологических процессов, протекающих в биогеоценозе как в его живой, так и косной части. Соответственно с этим стационарные и экспериментальные исследования, основанные на достижениях смежных дисциплин, занимают все большее место в работе советских геоботаников. Они дают возможность разрабатывать гораздо более конкретные и обоснованные рекомендации по рациональному использованию естественной растительности, ее преобразованию на благо человека.

Важно отметить еще одно обстоятельство. Любые достижения молекулярной биологии повиснут в воздухе, если они не будут привязаны к определенным организмам, относящимся к конкретным таксонам и обладающим специфичной морфологической и физиологической характеристикой. Следовательно, биохимик также нуждается в систематике, как и систематик в биохимии.

В последний раз широкий обзор состояния современной ботаники и анализ перспектив ее развития в связи с ролью ботанических исследований в строительстве коммунизма были произведены на III съезде Всесоюзного ботанического общества в сентябре 1963 г. Съезд принял развернутую резолюцию, в которой была намечена программа работ советских ботаников на ближайшие годы.

Возвращаясь сейчас к материалам этого съезда, следует констатировать, что прошедшие годы показали полную обоснованность принятых ботаниками решений и их соответствие общим задачам народного хозяйства. Сама жизнь подтвердила их, и теперь, занимаясь составлением нового пятилетнего плана ботанических исследований, мы смело можем отталкиваться от этого документа — результата коллективных усилий нашей ботанической общественности. Три года оказались не таким большим сроком, чтобы внести принципиальные, коренные изменения в программу, намеченную в 1963 году. Поэтому в данной статье и нет необходимости конкретно обсуждать актуальную проблематику ботаники в целом и отдельных ботанических дисциплин.

Однако было бы глубоко неправильным считать, что ничего не изменилось. Изменилось очень многое! В условиях расширенных прав и повышенной ответственности ученых, в условиях окончательного и бесповоротного крушения догматизма, нанесшего такой серьезный ущерб биологии, ряд вопросов можно и нужно ставить гораздо определеннее и резче. Но самое существенное изменение заключается в том, что в соответствии с линией, определенной еще октябрьским пленумом ЦК КПСС 1964 г., закрепленной и развитой XXIII съездом КПСС, мы должны ре-

шительно перейти на рельсы научной организации научного труда во всех его звеньях. Научный подход, коллективность и деловитость, утвердившиеся, как сказано в резолюции XXIII съезда КПСС в стиле работы Центрального Комитета, должны проникнуть во все сферы нашей научной жизни. От того как будет организован процесс научного исследования, начиная со сбора первичной информации и составления плана работы и кончая публикацией результатов исследования, зависит его эффективность. Здесь таятся еще очень серьезные недостатки, которые нужно ликвидировать, и определенные резервы, которые надо полностью использовать. С учетом их должны быть разработаны пятилетние планы отдельных учреждений и сводные планы исследований по проблемам. Также должны разрабатываться и планы внедрения достижений ботаники в производство, составляющие необходимую и важнейшую часть общего плана научной деятельности.

Через год с небольшим наша страна будет торжественно отмечать знаменательнейшую дату в ее истории — 50-летие Великой Октябрьской социалистической революции. К этой дате советские ученые стремятся прийти с новыми достижениями, с подарками своей Родине, достойными исторической годовщины. Можно не сомневаться, что вклад советских ботаников в этот дар будет также достаточно весомым. Но для этого надо напрячь все наши силы, надо мобилизовать все еще неиспользованные резервы. Для этого надо работать так, как требует XXIII съезд Коммунистической партии Советского Союза — научно, коллективно, деловито!

УДК 581.524 : 582.581.15

А. А. Корчагин

ЗНАЧЕНИЕ ВЫЯВЛЕНИЯ ВНУТРИВИДОВОГО (ПОПУЛЯЦИОННОГО) СОСТАВА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ПРИ СТАЦИОНАРНЫХ ГЕОБОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

(Получено 7 I 1966)

A. A. KORCHAGIN, THE SIGNIFICANCE OF STUDYING THE INTRASPECIFIC COMPOSITION (CONSTITUENT POPULATIONS) OF PLANT COMMUNITIES IN THE COURSE OF INVESTIGATIONS CARRIED OUT AT RESEARCH STATIONS

По современным воззрениямв, вид не является однородным единством, а представляет собою сложный комплекс, целую подвижную систему, состоящую из групп особей, различающихся между собою отдельными морфологическими, биологическими, экологическими, физиологическими и другими признаками, но чаще всего — известной совокупностью их.

Внутривидовая систематика имеет большое значение для познания полиморфизма вида, путей его формирования и дальнейшей эволюции.

Выявление внутривидовых подразделений имеет не меньшее значение и для познания структуры и динамики растительных сообществ. Если при описаниях во время маршрутных исследований и можно ограничиться определением растений до вида, то при углубленном стационарном изучении сообщества необходимо разобраться во всех внутривидовых подразделениях изучаемых растений; внутривидовые группы могут иногда существенно различаться по целому ряду внутренних и внешних признаков и свойств.

При проведении многолетних исследований осуществляется сравнительное изучение изменений физиологических процессов и поведения одного и того же вида в зависимости от изменения условий погоды (режима температуры, влажности, освещения и т. д.). Сравнивать полученные данные и делать вполне обоснованные выводы можно только при условии, чтобы такого рода сравнительные исследования в разные годы проводились над одними и теми же особями деревьев и кустарников или же над особями травянистых растений, принадлежащими к одной и той же внутривидовой группе, обладающей одинаковыми наследственными признаками. Если же на это не обращать внимания и для экспериментальных исследований каждый год брать особи вида без разбора, вслепую, то может случиться, что в одни годы будут взяты особи более светолюбивые и более сухолюбивые, в другие годы, наоборот, — более влаголюбивые и теневыносливые и т. д. Поэтому данные, полученные даже самыми точными методами исследования, с использованием новейшей современной аппаратуры, не дадут должного результата, так как по существу они будут несравнимы, ибо экспериментальные исследования проводились с разнородными особями. Весьма вероятно, что получаемые иной раз неясные или даже противоречивые результаты при проведении такого рода работ

объясняются именно тем, что в разные годы исследовались особи, относящиеся к различным внутривидовым группам.

В настоящее время существуют два подхода к выделению внутривидовых подразделений: 1) морфологический и морфолого-географический (подвид, разновидность, форма и т. д.) и 2) экологический (точнее эколого-географический), популяционный (биотипы, экотипы и др.).

При стационарном изучении растительных сообществ большее значение имеет вторая, экологически обусловленная группа внутривидовых подразделений, так как состав, строение и динамика растительных сообществ в значительной степени зависят от взаимодействия слагающих растений, а характер взаимодействия определяется их экологией.

Хотя наличие внутривидовых экологических групп было отмечено еще в 1914 г. в работах И. Пачоского, но учение о популяциях и экотипах стало разрабатываться за рубежом начиная с 1920 г. Турессоном (Turesson, 1922, 1923, 1925, 1929, 1936), Грегором (Gregor, 1938, 1944, 1946, 1956), Кляузеном и Хизи (Clausen и др., 1939, 1940—1948, 1958), Мак-Миллапом (McMillan, 1956, 1957—1959, 1960). У нас изучением популяций (экотипов, биотипов и др.) занимались ботаники — М. А. Розанова (1928, 1930, 1932, 1945, 1947), Е. Н. Синская (1928, 1931, 1933, 1939, 1948, 1961), В. Н. Сукачев (1927, 1935а, 1935б, 1953), Г. И. Поплавская (1930) и ряд зоологов — В. Н. Беклемишев, М. С. Гиляров, Л. К. Арнольди и др.

Биотипы. Низшей элементарной внутривидовой группой, следуя воззрениям Иогансена (Iohannsen, 1903), считается биотип, который определяется как совокупность всех генотипически одинаковых особей вида. Биотипы могут быть гомозиготны и гетерозиготны. Все потомство от одной гомозиготной самоопыляющейся особи представляет собой гомозиготный биотип. Имеются и гетерозиготные биотипы, например потомство одной гетерозиготной особи, получившееся вегетативным путем; в некоторых случаях возникают гетерозиготные биотипы и при гибридизации.

Однако многие биотипы перекрестноопыляющихся видов, а таких в природе большинство, представляют собой сложные гетерозиготы, которые, как отмечает В. Н. Сукачев (1938), в природе в той же самой комбинации наследственных признаков повторяются крайне редко. По существу, у некоторых видов почти каждая особь имеет свои особые индивидуальные черты, отличающие ее от других подобных ей особей вида.

В последнее время понятие о биотипе, как отмечает К. М. Завадский (1961), обросло такими нежелательными наслоениями, что чуть ли не полностью утратило свой первоначальный четкий смысл. С одной стороны, биотипом стали называть любую группу растений, выделенную в популяции на любых основаниях, даже по фенотипической однородности; с другой стороны, биотип начинают рассматривать не как элементарную низшую, генетически однородную группу особей, а как обобщенную категорию, как «элементарную популяцию» (Агаев, 1961).

Таким образом, каждый вид состоит обычно из большого количества биотипов. Но сами биотипы одного и того же вида различаются по численности слагающих их особей; одни биотипы представлены некоторым, иногда большим количеством особей, но иногда почти каждая отдельная особь представляет самостоятельный биотип.

Ценопопуляции. Так как каждый биотип любого вида обладает своими особыми биологическими, экологическими, физиологическими и другими свойствами, то в различных местообитаниях, отличающихся почвенно-грунтовыми и микроклиматическими условиями, отбирается своя группа, свой набор биотипов, могущих жить в данных условиях среды и выдерживающих конкуренцию с особями других биотипов того же и других видов, растущих вместе с ним.

Сосуществующие в одном местообитании биотипы данного вида находятся между собою в сложных взаимоотношениях (конкуренция, взаимоблагоприятствование и т. д. — см. Корчагин, 1956; Сукачев, 1956, и др.), а особи перекрестноопыляющихся растений, которые в сообществах господствуют, широко гибридизируют друг с другом. В результате этого

происходит «перемешивание» наследственных признаков между всеми биотипами, что приводит к выравниванию наследственности в данной группе биотипов. В результате этого они образуют некое обособившееся «единство», отличное от любого другого обособившегося «единства», сложившегося в иных условиях местообитания из иного набора биотипов данного вида. Такая группа биотипов, связанная с особыми условиями местообитания, получила название популяции (Iohannsen, 1903). Таким образом, каждому местообитанию, каждому комплексу условий среды соответствует своя популяция. Но выделение популяций по местообитаниям, как это делают некоторые исследователи, встречает затруднение, потому что не определена мера различия условий среды, например, на сухих почвах произрастает одна популяция лисохвоста, на мокрых — другая, а к почвам со средней влажностью приурочена или третья особая популяция, или же встречается одна из двух первых.

Выходом из этого положения было предложение Т. А. Работнова (1950), считать, что особи одного и того же вида в каждом сообществе образуют свою особую популяцию. Учитывая, что разграничение популяций вида происходит по сообществам, ценозам, в которых он произрастает, такие популяции следует называть ценопопуляциями (Корчагин, 1964).

Таким образом, каждому сообществу присуща своя ценопопуляция, обладающая определенной суммой признаков и свойств, сложившихся в результате взаимодействия, в частности взаимоопыления особей различных биотипов, входящих в состав сообщества, отобранных как эдафической, так и биологической средой самого сообщества.

Но обособление групп биотипов, населяющих сообщество, в особое единство, в особую ценопопуляцию, отличную по ряду признаков от других ценопопуляций, может осуществиться лишь в том случае, когда имеется некоторая изоляция их от групп биотипов, произрастающих в других, соседних сообществах. Такая изоляция может быть механической (стена кустарников на лугу) или территориальной, когда они находятся далеко друг от друга или когда сообщество занимает такую площадь, что обеспечено преимущественное переопыление внутри его. Если же площадь под ним невелика, то может происходить перекрестное опыление биотипов данного сообщества с биотипами соседних сообществ. Это нивелирующее перекрестное опыление может помешать обособиться биотипам данного сообщества в ценопопуляцию, имеющую иные признаки. Поэтому в природной обстановке популяции двух соседних сообществ будут различаться в том случае, когда они разобщены или когда площадь каждой из них имеет значительные размеры, или же если имеется биологическая изоляция (например, цветение в разные сроки и др.).

Внутрипопуляционный состав. Внимательное наблюдение в природе показывает, что почти в каждом сообществе особи одного и того же вида, хотя и относятся к одной ценопопуляции с выравненной наследственностью, но отличаются между собою по ряду признаков: одни особи начинают цвести, другие уже плодоносят, а третьи находятся в вегетативном состоянии; разные группы могут различаться по высоте, по размерам и форме листьев и др.

Группы особей вида, имеющие в пределах одного и того же местообитания одинаковые морфологические, биологические, физиологические и другие признаки, т. е. одинаково реагирующие на условия среды, получили название изореагентов (Raunkiaer, 1918).

Те изореагенты, которые выделяются только по морфологическим и биологическим признакам, можно назвать «морфо-биологическими группами», принимая термин, предложенный Н. Л. Гербильским (1954) и поддержанный К. М. Завадским (1961).

Важно выяснить, какова же природа этих групп, наследственны ли признаки, по которым эти группы различаются?

Это можно выяснить только путем постановки экспериментальных исследований, выращивая особи всех этих морфо-биологических групп

в совершенно одинаковых условиях: в питомнике, или вегетационном домике, или фитотроне. Возможны три случая:

1) у всех особей признаки, по которым была выделена морфологическая группа, в условиях эксперимента остаются без изменения; следовательно, эти признаки наследственно закреплены (генотипические) и вся группа однородна и состоит из равнонаследственных особей, относящихся к одному биотипу;

2) все или только некоторые признаки претерпевают у всех взятых особей одинаковое изменение, что означает, что эти признаки были модификационными (фенотипическими) и данные особи являются модификантами, обладающими, однако, одинаковой наследственностью;

3) произошло расчленение морфо-биологической группы и выделились две или несколько подгрупп, которые в условиях эксперимента ведут себя по-разному: у одной из них характер признаков может сохраниться, а у другой — измениться, или же признаки каждой из этих подгрупп изменяются, но по-разному; это означает, что морфо-биологическая группа гетерогенна и состоит из двух или нескольких разных биотипов, обладающих разной наследственностью; одни и те же морфологические и биологические признаки у одних особей могут быть наследственно закрепленными (генотипическими), а у других — модификационными (фенотипическими).

В некоторых случаях отдельные морфо-биологические группы (изореагенты) строго приурочены к определенным условиям микросреды, к определенным экологическим нишам (например, одни к кочкам, другие к понижениям, третьи к сильно затененным местам и т. д.) и имеют нерасщепляющиеся наследственные признаки. Эти экологически приуроченные группы особей (биотипов) Е. Н. Синская (1948, 1962) предложила называть э к о - э л е м е н т а м и.

Таким образом, каждая морфо-биологическая группа в сообществе, а только их непосредственно в природе и можно выделять, может быть или биотипом, или модификантом, иногда эко-элементом, а в некоторых случаях часть особей одной и той же морфо-биологической группы может быть модификантами, а другая часть — биотипами и т. д.

Э к о т и п ы. Ценопопуляции, находящиеся в одних и тех же условиях местообитания, объединяются в экотипы в смысле Турессона (1922а, 1922б, 1923, 1926 г.). Например, ценопопуляции полевицы на сухих лугах образуют один экотип, а на мокрых лугах — другой экотип и т. д. Соотношение ценопопуляции и экотипа равнозначно соотношению сообщества и ассоциации.

Следует различать э к о т и п ы и м о д и ф и к а ц и и (или экады). И те и другие представляют собою группу особей вида, признаки и свойства которых определены условиями внешней среды (т. е. экологически обусловлены), но у экотипов эти признаки и свойства наследственно закреплены (генотипические), а у модификаций (или экад) они не наследственны и при смене условий среды быстро изменяются.

Большой интерес представляет выяснение, насколько должны различаться между собою местообитания, чтобы у произрастающих на них ценопопуляций возникли бы различия в признаках и свойствах, дающие возможность относить их к разным экотипам. Возможно ли считать, что ценопопуляции травянистых растений и кустарников разных ассоциаций обладают настолько различными признаками и свойствами, что заслуживают выделения в особые экотипы, например экотип ельника черничника, экотип ельника кисличника и т. д.; или только ценопопуляции разных групп ассоциаций дают особый экотип, например экотип ельников зеленомошников, экотип ельников сфагновых и т. д.; или же, быть может, ценопопуляции разных формаций образуют экотипы, например экотип еловых лесов, экотип сосновых лесов и т. д.? Этот интересный вопрос ждет своего разрешения.

Имеющиеся в литературе данные как будто позволяют предполагать, что каждой ассоциации свойствен свой особый экотип — «ценоэкотип»

вида. Так, исследования В. Н. Сукачева (1927), Козловской (Kozlowska, 1925), М. А. Розановой (1946) показали, что некоторые виды в разных сообществах представлены разными биотипами; тогда ценопопуляции этих видов могут быть различными и в каждой ассоциации может быть свой особый экотип.

Справедливо ли это по отношению ко всем видам, ко всем ассоциациям — это пока неясно. Весьма вероятно, что этот вопрос решается по-разному, в зависимости от видовой принадлежности растения и от характера условий местообитания.

Экотипы по своему объему неодинаковы. Хотя все они определяются всей совокупностью факторов внешней среды, но в отдельных случаях ведущее (преобладающее) значение может иметь какой-либо один фактор. В этих случаях можно условно выделять разные группы экотипов: климатические (климаэкотипы) или географические, формирующиеся под преимущественным воздействием климата; эдафические (эдафоэкотипы) — под воздействием почвенно-грунтовых условий; ценотические (ценоэкотипы) — под влиянием других растений, и биотические (биоэкотипы)— под воздействием человека и животных (Синская, 1928, 1933, 1948; Розанова, 1930; Сукачев, 1938).

Климатические экотипы часто соответствуют подвидам или мелким видам систематиков-ботаников, а последние группы экотипов обычно описываются как разновидности.

В поле геоботаник имеет дело с ценопопуляциями, относящимися к тому или иному экотипу, и с их подразделениями; следовательно, он имеет дело с различными экотипами. Получить же достаточно полное представление об экотипе он может только при обобщении и сопоставлении признаков и свойств ценопопуляций вида различных сообществ и ассоциаций.

Следует иметь в виду, что в растительных сообществах, кроме экотипов и модификаций (экад), групп особей, обусловленных экологическими условиями среды, встречаются еще морфологически или биологически различающиеся, наследственно закрепленные формы, не связанные с условиями среды и растущие бок о бок в одном и том же сообществе. К этим формам, являющимся особыми биотипами, относятся: 1) л у з у с ы — особи вида, имеющие обычно незначительные отличия в морфологических или биологических признаках; таковы, например, различные формы ветвления у ели (гребенчатая, щетковидная, компактная) или формы ели с различной окраской шишек (красношишечная и зеленошишечная формы) и т. д.; 2) а б е р р а ц и и — отдельные, редко встречающиеся особи, резко уклоняющиеся по какому-либо одному или по группе признаков от нормальной формы; сюда относятся мутации, имеющие отпечаток уродства (например, ель с змеевидным неветвистым стволом), и т. д. (см. Сукачев, 1938).

Таким образом, при постановке точных экспериментальных исследований, требующих получения многолетних сравнительных данных по физиологии и экологии растений и других такого рода материалов, а также при постановке экспериментов по изучению конкуренции между растениями, необходимо брать для исследования особи из одной и той же ценопопуляции, относящиеся к одному и тому же биотипу и ни в коем случае нельзя брать модификанты.

ЛИТЕРАТУРА .

А г а е в М. Г. (1961). Морфобиологическая неоднородность растений в чистолинейных сортах яровой пшеницы и ее значение. Уч. зап. Дагестанск. унив., VII. — Г е р б и л ь с к и й Н. Л. (1954). Сравнительное исследование проявления внутривидовой разнокачественности у осетровых. Тез. докл. III эколог. конфер. — З а в а д с к и й К. М. (1961). Учение о виде. — К о р ч а г и н А. А. (1956). К вопросу о характере взаимоотношения растений в сообществе. В сб.: Акад. В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. — К о р ч а г и н А. А. (1964). Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения. Полевая геобатаника, III. — П а ч о с к и й И. К. (1914). Херсонская флора. I. Введение. — П о п л а в с к а я Г. И. (1930). Об экотипах некоторых растений

в Крыму. Журн. Русск. бот. общ., 4. — Работнов Т. А. (1950). Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии. В сб.: Проблемы ботаники. — Розанова М. А. (1928). О низших таксономических единицах. Журн. Русск. бот. общ., 3—4. — Розанова М. А. (1930). Современные методы систематики растений. Прилож. 41-е к Тр. по прикл. бот., генет. и селекц. — Розанова М. А. (1932). Опыт аналитической монографии Conspecies *Ranunculus auricomus* Korsh. Тр. Петергофск. биолог. инст., 8. — Розанова М. А. (1945). К познанию некоторых видов, подвидов и разновидностей в пределе Conspecies *Rubus idaeus* L. Бот. журн. СССР, 1. — Розанова М. А. (1946). Экспериментальные основы систематики растений. — Розанова М. А. (1947). Вид как экологическая проблема. Усп. совр. биолог., 23, 1. — Синская Е. Н. (1928). Масличные и корнеплоды семейства *Cruciferae*. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 19, 3. — Синская Е. Н. (1931). К познанию видов в их динамике и взаимоотношениях с растительным покровом. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., XXV, 2. — Синская Е. Н. (1933). Экологическая система селекции кормовых растений. Прилож. 62-е к Тр. по прикл. бот., генет. и селекц. — Синская Е. Н. (1939). Проблема популяций у высших растений. Усп. совр. биолог., X, 3. — Синская Е. Н. (1948). Динамика вида. — Синская Е. Н. (1961). Современное состояние вопроса о популяциях высших растений. «Проблема популяций у высших растений», 1. — Сукачев В. Н. (1927). К вопросу о борьбе за существование между биотипами одного и того же вида. Юбил. сб., посвящ. И. П. Бородину. — Сукачев В. Н. (1935а). Опыт экспериментального изучения межбиотипной борьбы за существование у растений. Уч. зап. ЛГУ, 1, 2. Тр. Петергофск. биолог. инст., 15. — Сукачев В. Н. (1935б). О новом роде экотипов у некоторых растений. Тр. Ленинградск. общ. естествоиспыт., 64, 2, отд. ботан. — Сукачев В. Н. (1938). Дендрология с основами лесной геоботаники. — Сукачев В. Н. (1953). О позднепойменных экотипах ив. ДАН СССР, 92, 3. — Сукачев В. Н. (1956). О внутривидовых отношениях в растительном мире. Бюлл. МОИП, сер. биолог., LXVII, 2. — Clausen J. a. W. Hiesey. (1958a). Experimental studies on the nature of species. Carnegie Inst. of Washington, 615. — Clausen J. a. W. M. Hiesey. (1958б). Phenotypic expression of genotypes in contrasting environment. — Clausen J., D. D. Keck, W. Hiesey. (1939). The concept of species based on experiment. Amer. Journ. of Bot., 26. — Clausen J., D. D. Keck, W. M. Hiesey. (1940—1948). Experimental studies on the nature of species. I (1940), II (1948). Carnegie Inst. of Washington, 520 (I), 581 (II). — Gregor J. (1938). The species concept as an ecologic-geographical system. Herb. Review, 4. — Gregor J. (1944). The ecotype. Biol. review, 19, 1. — Gregor J. W. (1946). Ecotypic differentiation. New phytologist, 45, 2. — Gregor J. W. (1956). Adaptation and ecotypic components. Proceed. Royal. Society, ser. B, Biol. sci., 145, 920. — Johannsen W. (1903). Über Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien. — Kozlowska A. (1925). La variabilité de *Festuca ovina* L., en rapport avec la succession des associations steppiques du plateau de la Petite Pologne. Bull. de l'Acad. Polon. des Sci. et des Letter., Cl. d. Sc. Math. et Natur.. Ser. B. Sci. Nat. — McMillan C. (1956). Nature of the plant community. Ecology, 37, 2. — McMillan C. (1957—1959). Nature of the plant community. Amer. Journ. Botany, 43, 6 (1956), 44, 2 (1957), 46, 6 (1959). — McMillan C. (1960). Ecotypes and community function. The American Naturalist, XCIV, 876. — Raunkiaer C. (1918). Über den Begriff der Elementarart im Lichte der modernen Erbichkeitsforschung. Zeitschr. f. ind. Abstr. u. Vererbungslehre, 19. — Turesson G. (1922a). The genotypical response of the plant species to the habitat. Hereditas, 3, 3. — Turesson G. (1922б). The species and the varieties as ecological units. Hereditas, 3, 1. — Turesson G. (1923). The scope and import of genecology. Hereditas, 4, 1—2. — Turesson G. (1925). The plant species in relation to habitat and climate. Contrib. to the knowledge of genotypical units. Hereditas, 6, 2. — Turesson G. (1929). Zur Natur und Begrenzung der Arteinheiten. Hereditas, 12, 3. — Turesson G. (1936). Rassenökologie und Pflanzengeographie. Bot. Notiser, 3—4.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

THE SIGNIFICANCE OF STUDYING THE INTRASPECIFIC COMPOSITION (CONSTITUENT POPULATIONS) OF PLANT COMMUNITIES IN THE COURSE OF INVESTIGATIONS CARRIED OUT AT RESEARCH STATIONS

By A. A. Korchagin

SUMMARY

In the course of long-term geobotanical investigations carried out at research stations and involving comparative studies of the external and internal plant characters and features, it is essential that the object of the observations from year to year should be the same individual or genetically similar representatives of the species studied. It is necessary for this purpose to distinguish the intraspecific taxa usually differing from one another in some of their features and characters. The following ecologo-geographical subdivisions of species are of phytocoenotic significance: (1) biotypes; (2) coenopopulations, i. e. all the representatives of the species growing within the same plant community; (3) ecotypes comprising all the coenopopulations of the species subject to similar ecological conditions and possessing a definite complex of characters and features that had been formed in the course of natural selection under these environmental conditions; (4) iso-reagents, i. e. groups of individuals of the same species within the same coenopopulation differing from the other isoreagents by a number of external and internal characters and features; morpho-biological groups are iso-reagents distinguished only on the basis of their morphological and some biological characters.

The characters of the members of each group can be hereditary or non-hereditary (modifications). This can be established only by means of special experiments.

УДК 581.9 (Р479.14)

И. И. Тумаджанов

ДРЕВНЯЯ ПУСТЫНЯ В НАГОРНОМ ДАГЕСТАНЕ

С 4 рисунками

(Получено 10 II 1966)

I. I. TUMADJANOV. ANCIENT DESERT IN THE MOUNTAINOUS PART OF DAGHESTAN

В недавно опубликованной, очень содержательной программной статье, посвященной задачам изучения географии и истории растительного покрова субаридных и аридных районов СССР и сопредельных стран, Е. М. Лавренко (1965) отметил необходимость дальнейшего изучения флоры и растительности обнажений гипсоносных пестроцветов, с которыми связано обилие весьма своеобразных узких эндемиков, а также видов с разорванными ареалами, давно привлекавших внимание флористов и флорогенетиков. Однако флора и растительность этих пестроцветов, как на это совершенно справедливо указал Лавренко, все еще остается, по его мнению, очень плохо изученной, здесь требуется не только камеральная, но и полевая работа.

Сформулированные положения, подчеркивающие современное состояние и всю важность данного вопроса для обширных территорий гипсоносных пестроцветов Средней и Центральной Азии, полностью относятся и к растительности сравнительно небольших районов распространения гипсоносных пород, имеющихся на Кавказе. Одним из таких районов является Нагорный Дагестан, где более пристальное изучение гипсоносных обнажений безусловно представляет выдающийся интерес не только для установления современных, но и прошлых географических связей флоры и растительности этой замкнутой горной страны.

Как известно, начало систематическому изучению флоры и растительности Нагорного Дагестана было положено акад. Францем Ивановичем Рупрехтом, совершившим в 1860—1861 гг. по поручению Петербургской академии наук длительную экспедицию на Кавказ.

В дальнейшем ботаническим изучением Дагестана занимались многие исследователи (Беккер, Радде, Буш, Алексеенко и др.), среди которых особо следует выделить Н. И. Кузнецова (1910), со всей убедительностью показавшего значение Нагорного Дагестана как одного из древнейших очагов развития и видообразования ксерофитной флоры на Кавказе.

Сведения о типах растительности и географических связях с Передней Азией ряда представителей ксерофитной флоры северной известняковой части Нагорного Дагестана значительно пополняет работа А. А. Гроссгейма (1925), проводившего в 1915 г. детальные ботанико-географические исследования в этом крае. В этой работе Гроссгейм, традиционно отдавая предпочтение описанию растительных формаций на обнажениях известняков, пришел к необходимости выделить растительность «незначительно распространенных здесь песчаников и сланцев, образующих как бы острова среди известнякового моря». Посетив наиболее типичные внутригорные котловины этой части Нагорного Дагестана, Гроссгейм приходит к выводу, что растительность неизвестняковых пород почти не отличается от растительности скалистых известняковых склонов. Из числа отмеченных здесь видов нет ни одного растения, которое не попадалось бы на окружающих известняках, а *Salvia canescens* C. A. Mey., по его данным, растет на песчаниках так же обильно, как и на известняках.

Для нас лично остается совершенно непостижимой загадкой, каким образом от внимательного взора этого исследователя ускользнула наиболее характерная черта, отличающая флору и растительность неизвестняковых пород, особенно рыхлых гипсоносных песчаников, в зоне распространения которых были выработаны внутригорные депрессии Северного известнякового Дагестана.

Изучение флоры и растительности Нагорного Дагестана интенсивно продолжалось и в опубликованных за последние годы сводных ботанических работах (Чиликина, 1960; Чиликина и Шифферс, 1962), внесено много ясности в типологическую классификацию сложного по своему составу растительного покрова Дагестана. Уточнен флористический состав и географические закономерности распределения отдельных типов и формаций растительного покрова, составлены геоботанические карты, карты лесов и кормовых угодий и т. д.

Однако вопрос о распространении в Нагорном Дагестане пустынных типов растительности, связанных с обнажениями гипсоносных пестроцветов, по-прежнему оставался вне поля зрения исследователей. Имеющиеся литературные сведения все еще исчерпываются лишь попутными указаниями на особые варианты горно-ксерофитного типа — своеобразные разреженные группировки галоксерофитов, в составе которых называют эндемичный дагестанский вид солянки — *Salsola daghestanica* (Turcz.) Lipsky, *Gypsophila capitata* M. B., *Reaumuria hypericoides* Willd. и прутняк *Kochia prostrata* (L.) Schrad., развивающиеся в различных сочетаниях с представителями сухой горно-степной растительности и нагорных ксерофитов (Чиликина, 1960).

Наши исследования были приурочены к Ботлихской котловине, расположенной по среднему течению Андийского койсу, между высокими хребтами — Андийским с запада, отрогами Богосского хребта с востока, и хребтом Салатау с севера, водораздельные гребни которых достигают 2500—3000 м над ур. м.

Ботлинская котловина (наряду с Ходжалмахинской) отличается наибольшей сухостью климата на территории всего Нагорного Дагестана. Средние годовые температуры равны здесь 9.9°, а количество осадков не превышает 375 мм, с максимумом в летние месяцы и совершенно незначительным количеством зимой. Таким образом, по климатическим особенностям котловина эта весьма близка к подзоне пустынь низменного Дагестана.

При первом же обозрении Ботлихской котловины бросается в глаза не свойственный окружающим известняковым хребтам холмисто-увалистый, бугристый рельеф. Он свидетельствует о преобладании здесь рыхлых песчаниковых толщ, слагающих склоны в пределах высот от 750 до 1200—1300 м над ур. м. Разветвленная сеть сухих балок, глубоких боковых ущелий и оврагов (саев) расчленяет эти податливые размыву отложения, сложенные галогенно-карбонатными рыхлыми песчаниками и загипсованными серыми глинами, отмечающими собой, по данным геологов, аридные циклы седиментации верхнеюрского и нижнемелового возраста.

Преобладающие здесь отложения песчаников и глин, как правило, переслаиваются пластами доломита и известняка, в результате чего возникает своеобразная ярусность рельефа, где на цоколях более устойчивых известняковых водоразделов и в расширенных низовьях балок возвышаются светло-серые останцовые холмы рыхлых гипсоносных пород.

На крутых склонах глубоко врезанных ущелий гипсоносные песчаники и глины образуют характерные конусы размыва, переходящие вдоль подножья склонов в шлейфы делювия, обычно усыпанного с поверхности щебенкой и более крупными обломками — продуктами разрушения известняка. После дождей поверхностность таких гипсоносных обнажений становится вязкой, а обсыхая, затягивается такырообразно растрескивающейся уплотненной коркой, обычно с более или менее обильными выцветами солей.

Таким образом, гипсоносные глины и рыхлые песчаники с их засоленностью, полным отсутствием гумусового горизонта, при постоянном поверхностном смыве представляют полную аналогию почвенным условиям типичных пустынь.

На таких гипсоносных породах развивается несомкнутая растительность, в сложении которой принимают участие обычные галофиты засоленных пустынь, в первую очередь виды рода *Salsola*, впервые обнаруженные нами для Нагорного Дагестана. Среди солянок наиболее характерна широко распространенная в пустынях Прикаспийской низменности и всего Восточного Закавказья древовидная солянка *Salsola dendroides* Pall., произрастающая в Ботлихской котловине в необычных для нее условиях сильно пересеченного горного рельефа (рис. 1 и 2).

Наряду с участками караганных пустынь весьма обычны комплексы караганников в разнообразном их сочетании с другими элементами пустынной растительности, в первую очередь с полукустарничковыми полынями из сборного цикла *Artemisia maritima* (подрод *Seriphidium*). Последние представлены здесь преимущественно полынью солончаковой *Artemisia monogyna* Willd. и полынью таврической *A. taurica* Willd., местные географические расы которых рассматриваются ныне как самостоятельные виды — *Artemisia kumycorum* Minatul. и *A. graveolens* Minatul. (Минатуллаев, 1965). При любом подходе к систематике полыней полиморфного цикла *A. maritima* для наших целей важно подчеркнуть участие в горных солянковых пустынях тех же видов полыни, которые являются основными растениями на низменных пустынях Восточного Предкавказья.

Разомкнутым ценозам караганной пустыни повсеместно сопутствует типичный представитель кустарниковой пустынной флоры — *Nitraria schoberi* L., также приводимый нами впервые для Нагорного Дагестана.[1] На крутых гипсоносных глинистых склонах единичные кусты селитрянки низкорослы и плохо плодоносят, в то время как на днищах оврагов и балок, в местах близкого стояния грунтовых вод кустарник этот развивается вполне нормально.

В этих же сообществах повсеместно присутствует с различными отметками обилия терескен *Eurotia ceratoides* (L.) C. A. Mey., распространенный достаточно широко в северной части Нагорного Дагестана, но самостоятельной формации нигде здесь не образующий.

Из других растений, особенно характерных для караганной пустыни Нагорного Дагестана, следует назвать прутняк *Kochia prostrata* (L.) Schrad., *Reaumuria hypericoides* Willd., чий *Lasiagrostis caragana* Trin. et Rupr., особый вид кермека *Limoniopsis owerinii* (Boiss.) Lincz., весьма обильный здесь на гипсоносных склонах и после значительного перерыва распространенный в северной части Ирана, а также в междуречье Тигра и Евфрата.

В составе растительности гипсоносных пустынь обычен описанный из Нагорного Дагестана плотнокустовой многолетний злак *Hordeum daghestanicum* Alex., обнаруженный Д. И. Сосновским (1915) также в Северной Турции (между Ольты и Бежлуки). Систематически *H. daghestanicum* близок к видам переднеазиатского родства, именно к *H. fragile* Boiss. и особенно к *H. cadicum* (Munro) Boiss. По нашим наблюдениям, дагестанский ячмень с полным основанием может считаться типичным гипсофи-

[1] Впервые селитрянка была собрана нами в 1964 г. в экскурсии по окрестностям Ботлиха, совершенной с дагестанским ботаником Ш. Х. Омаровым.



Рис. 1. Общий вид сухой долины с солянковой пустыней на гипсоносных глинистых склонах (900 м над ур. м.).



Рис. 2. Участок солянковой пустыни с *Salsola dendroides* Pall. (950 м над ур. м.).

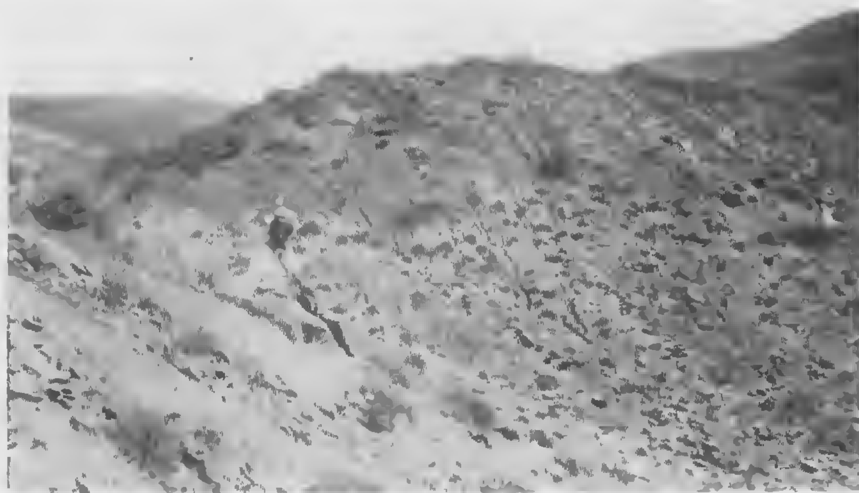


Рис. 3. Щебнисто-глинистая солянковая пустыня с *Salsola ericoides* M. B. и *Reaumuria hypericoides* Willd. (850 м над ур. м.).

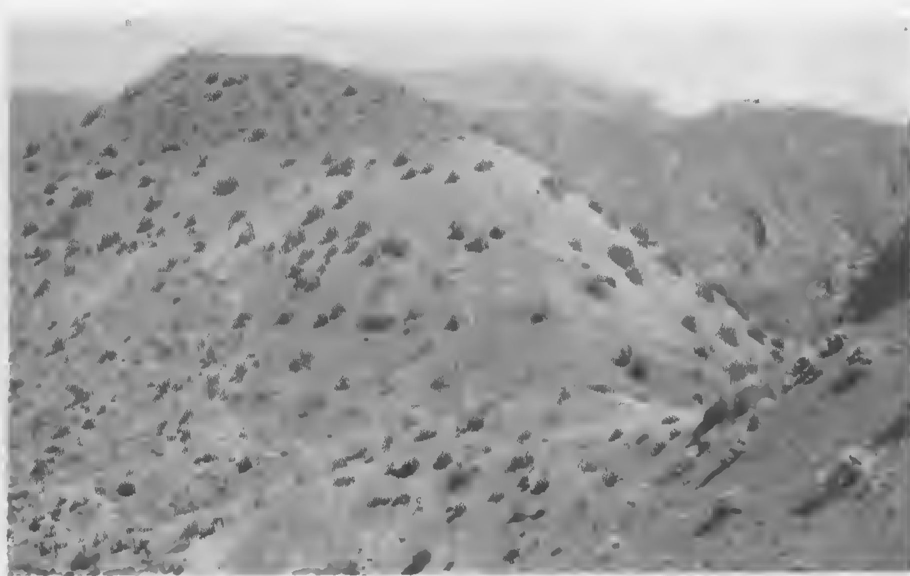


Рис. 4. Песчаниковый бугор в северной части Ботлихской котловины, поросший единичными кустами *Atraphaxis tournefortii* Jaub. et Sp. (750 м над ур. м.).

том, преимущественно приуроченным к рыхлым гипсоносным песчаникам и глинам в группировках горных солянковых пустынь и других комплексных сообществ.

В связи с этим следует критически отнестись к указанию А. А. Гроссгейма (1939) на известняковые скалистые склоны как на характерные местообитания этого растения.

Подобная тенденция «унифицировать» ссылкой на известняки характеристику условий произрастания ряда ксерофитных растений не способствует созданию правильных представлений об их экологии и часто находится в явном противоречии с первоначальными описаниями авторов. В данном случае мы имеем в виду материалы Ф. Н. Алексеенко, установившего видовую самостоятельность этого растения и неизменно писавшего на этикетках гербарных образцов — «in abruptis argillosis», «in declivibus borealibus solo schistoso» и т. д., без единого при этом намека на известняковые скалы!

Не менее характерна здесь *Sosnovskya ruprechtii* (Boiss.) A. Takht., эндемичное для Нагорного Дагестана растение. А. Л. Тахтаджян (1937), выделивший род *Sosnovskya*, указывает на близкий вид *Sosnovskya amblyolepis* (Ledeb). A. Takht. в составе растительности гипсовых пустынь (гаммад) скелетных гор Южной Армении. Следует также подчеркнуть приуроченность *S. ruprechtii* к выходам гипсоносных пород, что правильно было подмечено еще Десулави, собравшим в 1895 г. это растение в окрестностях Ботлиха в Нагорном Дагестане.

Эндемичный для Дагестана вьюнок Рупрехта *Convolvulus ruprechtii* Boiss., произрастающий на рыхлых породах выветривания песчаников и весьма обычный в составе солянковых пустынь, сближается Буассье (Boissier, 1879) с переднеазиатскими *Convolvulus calverti* Boiss. и *C. commutatus* Boiss., причем последний вид, описанный из Ирана, распространен также в Южной Армении и Нахичевани. Таким образом, и в данном случае мы имеем пример географически замещающих близких рас, связанных общей предковой формой.

Из числа других растений, обычных в караганных пустынях Нагорного Дагестана, следует назвать *Atraphaxis spinosa* L., *A. tournefortii* Jaub. et Sp., *Medicago daghestanica* Rupr., *Astragalus kukurtavicus* Proch., *A. haesitabundus* Lipsky, *Onobrychis bobrovii* A. Grossh., *Zygophyllum fabago* L., *Peganum harmala* L., *Tribulus terrestris* L., *Capparis spinosa* L., *Amberboa glauca* (Willd.) Sosn., *A. biennis* (Iljin) A. Grossh., *Seseli alexeenkoi* Lipsky, *Heliotropium styligerum* Trautv. и ряд других.

По недостатку места мы не станем приводить боле подробные данные, охватывающие все разнообразие пустынных сообществ с доминированием *Salsola dendroides*, для которых, в отличие от Прикаспийских пустынь с караганом, особенно характерна большая мозаичность и комплексная ассоциированность с элементами нагорно-ксерофитной фриганоидной растительности и средиземноморскими степями с господством бородача *Andropogon ischaemum* L., широко распространенными в наиболее сухих районах Нагорного Дагестана. Отметим только, что связующими звеньями между караганной пустыней и бородачниками горных щебнистых склонов обычно являются бородачево-полынные пустынные степи, в которых участвуют приведенные выше местные расы полыней из цикла *Artemisia maritima*, преимущественно *A. graveolens* Minatul. В прямой зависимости от эдафических условий, на склонах, занятых такими комплексными группировками, создаются самые разнообразные сочетания элементов караганной и полынной пустыни с растениями бородачевых степей и фриганоидной растительности, среди которых на участках с выходами известняка появляются такие типичные кальцефиты, как *Salvia daghestanica* D. Sosn., *Artemisia salsoloides* Willd. и др.

В этом отношении в Нагорном Дагестане мы сталкиваемся с проявлением той общей закономерности, которая отмечена Л. Е. Родиным и Н. И. Рубцовым (1956) для пограничных районов распространения пустынного типа растительности при переходе его к горам. На комплекс-

ность, как на характерный признак пустынных сообществ, указывали также А. Л. Тахтаджян (1937) и Л. И. Прилипко (1939) для предгорных солянковых гипсоносных пустынь Южной Армении и Нахичевани.

Для гипсоносных пустынь Нагорного Дагестана наибольший интерес представляет, пожалуй, найденная нами здесь впервые вересковидная солянка *Salsola ericoides* M. B., характерная для пустынь Кура-Араксинской низменности, прилегающих низкогорий и сухих предгорий Восточного и Южного Закавказья. Солянка вересковидная не указана далее восточных предгорий Большого Кавказа (Кубинский район в Азербайджане) и в противоположность карагану не характерна для низменных пустынь Дагестана и всего Восточного Предкавказья. Таким образом, область распространения солянки вересковидной отстоит далеко от Нагорного Дагестана и отграничена от него высокими и лесистыми горными хребтами с поясом альпийской луговой растительности.

В Нагорном Дагестане вересковидная солянка по сравнению с караганом обладает более ограниченным распространением и, будучи строго приурочена к гипсоносным обнажениям, более или менее обильно примешивается к карагану, хотя местами становится господствующим растением на более сухих покрытых такырообразной солевой коркой южных склонах глинисто-гипсоносных бугров. В этом отношении представляют интерес данные Л. И. Прилипко (1939) и А. Л. Тахтаджяна (1940) о распространении на гипсоносных горных породах в Нахичевани и Южной Армении этих видов солянок, причем, как указывают авторы, на более засоленных местах караган уступает место вересковидной солянке, образующей самостоятельные ценозы.

Видовой состав таких ценозов исчерпывается в Нагорном Дагестане немногими растениями, разбросанно растущими между кустами солянки вересковидной, что особенно подчеркивает характерное для пустынь строение образуемых ею сообществ (рис. 3). Здесь в первую очередь следует назвать *Reaumuria hypericoides* Willd., кроме того, единично встречаются караган, полынь солончаковая *Artemisia kumycorum* Minatul., *Hordeum daghestanicum* Alex., *Atraphaxis spinosa* L., *Cleome ornithopodioides* L., *Amberboa biennis* Iljin, *Sosnovskya ruprechtii* (Boiss.) A. Takht., *Capparis spinosa* L., *Andrachne rotundifolia* C. A. Mey., *Haplophyllum villosum* Juss., *Euphorbia virgata* Willd. et Koch и некоторые другие.

Характерной особенностью ландшафта таких гипсоносных глинистых пустынь является полное отсутствие растительности в верхних частях бугров и на более крутых склонах южного румба. Такие плеши, закономерно повторяющиеся повсюду, где сильно уплотненные гипсоносные глины не прикрыты с поверхности щебнистым плащем, как правило, окаймлены по краю разреженным бордюром из *Reaumuria hypericoides*, заканчивающей собой расположенные по соседству участки солянковой пустыни.

Следует упомянуть также *Salsola pestifer* A. Nels., спорадически попадающуюся по более увлажненным местам в составе караганной пустыни Нагорного Дагестана. Эта однолетняя солянка, по-видимому, по недосмотру не приводится А. А. Гроссгеймом (1945) для Нагорного Дагестана, хотя на точечной карте ареалов она правильно показана им же для Казикумухского койсу. Мы собирали ее как в Ходжал-Махинской депрессии вместе с *Alhagi pseudoalhagi* (M. B.) Desv. в районе массового распространения на гипсоносных холмах *Salsola daghestanica* (Turcz.) Lipsky, так и в Ботлихской котловине на Андийском койсу среди описанных выше солянковых пустынь.

Кстати, несколько слов по поводу систематических связей дагестанской солянки, впервые описанной Турчаниновым и до сих пор считавшейся единственным представителем этого рода (секция *Belanthera* Iljin) во флоре Нагорного Дагестана.[1] Ближайшим, при этом очень близким

[1] Все указания во «Флоре СССР» (том VI, 1934) на Дагестан для остальных видов р. *Salsola* на самом деле, в соответствии с картой районов флоры, относятся к юго-

видом к этой солянке является *S. canescens* (Moq.) Boiss. По замечанию В. И. Липского (1897), при сравнении цветочных стеблей того и другого вида отличия *S. canescens* от *S. daghestanica* заключаются только в более сильном опушении первой из них. По Буассье (1879), *Salsola canescens* (Moq.) Boiss. произрастает в сухих горных районах западного и северного Ирана (хр. Эльбурс), Курдистана и Анатолии.

В Нагорном Дагестане среди галофитных кустарников особое место занимает курчавка *Atraphaxis tournefortii* Jaub. et Sp., встречающаяся в различных вариантах комплексных караганных пустынь, развитых в южной части Ботлихской котловины. В северной части котловины, сложенной нижнемеловыми галогенно-карбонатными породами при полном отсутствии солянок, кустарник этот образует разомкнутые ценозы на песчанистой коре выветривания сланцевых холмов (рис. 4). В условиях большой сухости субстрата здесь можно встретить лишь единичные растения *Onosma setosum* Ledeb., *Convolvulus lineatus* L., *Limoniopsis owerinii* (Boiss.) Lincz., *Linaria odora* (M. B.) Chav., *Cirsium argillosum* V. Petr. и некоторые другие. Этот вид атрафаксиса — армяно-атропатанский кустарник, описанный из Северной Турции и заходящий в пределы Южного Закавказья, интересный также и в том отношении, что после значительного перерыва он появляется вновь в аридных депрессиях Нагорного Дагестана.

Как видим, депрессии эти могут служить хорошей иллюстрацией подчеркнутого Е. М. Лавренко общего положения о наличии в составе флоры гипсоносных пустынь двух групп растений. С одной стороны, это виды, представленные здесь островными частями своих обширных ареалов, а с другой — виды с узкими ареалами, возникшими в результате формообразовательного процесса.

Материал, приведенный в настоящей статье, достаточно четко отражает отмеченную специфическую черту небогатых в видовом отношении растительных сообществ локальных гипсоносных включений северной части Нагорного Дагестана, развивавшихся в течение длительного периода геологической истории в полной изоляции от флористических влияний извне.

Самый беглый взгляд на флористические связи описанных выше пустынных сообществ неизбежно приводит нас к Южному Закавказью и Передней Азии, что полностью согласуется с общей концепцией о центрах развития и последующих путях миграций в пределы Большого Кавказа переднеазиатских ксерофитных флор, получивших здесь новый импульс к более молодому локальному формообразованию.

Для понимания истории флоры и растительности Нагорного Дагестана не меньшее значение наряду с местными эндемиками имеют растения, сохранившиеся здесь в неизменном виде, изолированные обитания которых (например, *Nitraria schoberi*, *Salsola dendroides*, *S. ericoides* и ряда других) приобретают значение реликтовых, вскрывающих перед нами пройденные этапы палеогеографического развития этой горной страны.

В свое время, когда еще не были известны приводимые в настоящей статье факты, была высказана точка зрения о более позднем проникновении ряда пустынных элементов в глубину Нагорного Дагестана по долинам рек (Кузнецов, 1910; Гроссгейм, 1925). Мы не можем принять эту точку зрения и склонны рассматривать гипсоносную солянковую пустыню Нагорного Дагестана как реликт тех древних доплейстоценовых пустынь, которые, по мнению М. Г. Попова (1938), имели преимущественно характер гаммад, развитых на мезозойских и более поздних пенепленах. В пользу такого хода исторических событий, связывающих все элементы флоры гипсоносных пустынь Нагорного Дагестана в исторически единый комплекс, говорят многие добытые в последнее время факты, на более подробном изложении которых мы не можем остановиться.

восточному Прикаспийскому Дагестану, расположенному за пределами Нагорного Дагестана.

Отметим только большое значение геоморфогенеза и неотектоники, получающих ныне новое фактическое обоснование для понимания истории флоры и растительности Нагорного Дагестана, на что нами уже давно было обращено внимание при изучении истории широколиственных лесов этой замкнутой горной страны (Тумаджанов, 1940). Подходя с этой точки зрения к описанной выше пустынной растительности, следует вспомнить, что путь для расселения переднеазиатских ксерофитных флор в область Большого Кавказа мог быть открыт только с конца миоцена (сармат—меотис), когда Кавказ превратился в крупный полуостров Малой Азии. Очень важно подчеркнуть отсутствие к этому времени высокогорного рельефа в восточной части Большого Кавказа, убедительным доказательством чего является, в частности, недавняя находка верхнесарматской морской фауны, поднятой ныне в районе Шахдага на высоту 3550 м над ур. м. (Будагов, 1964). Приводимые данные заставляют в новом свете рассматривать масштабы последующих тектонических движений, свидетельствующих о молодости рельефа и о глубоких геоморфологических преобразованиях юго-восточной части Большого Кавказа.

В среднем плиоцене (ко времени осушения Каспия до небольшого озера-моря) северная часть Нагорного Дагестана все еще представляла собой слабо расчлененную поверхность выравнивания, расположенную на низком гипсометрическом уровне и непосредственно переходившую в обширную равнину, прорезанную руслом Палеоволги, впадавшей в остаточное Каспийское море в районе Апшеронского полуострова.

Не подлежат сомнению, что начавшееся на Большом Кавказе еще с миоцена расселение ксерофитных переднеазиатских флор с особой интенсивностью продолжалось в условиях континентального засушливого климата среднего плиоцена, когда многие элементы гало-ксерофитной пустынной флоры находили подходящие условия для своего расселения на гипсоносных обнажениях холмистых низкогорий современного Нагорного Дагестана.

В последующий верхнеплиоценово-четвертичный этап геотектонического развития происходят наиболее мощные дифференциальные поднятия, принимаемые ныне всеми исследователями геологической истории Кавказа (Сафронов, 1964). Будучи поднята этими горообразовательными процессами на значительную высоту, частично дислоцирована и отделена выдвинувшимися барьерами Передовых хребтов, северная часть Нагорного Дагестана превращается в сильно расчлененную речными долинами и глубокими каньонами замкнутую горную страну, обрамленную по внешним склонам Передовых хребтов поясом широколиственных лесов и мезофильных субальпийских горных лугов.

С этим временем связан следующий этап в развитии расселившихся здесь ксерофитных флор — их изоляция и переход в реликтовое состояние ряда элементов флоры гипсоносных пустынь — замечательных биогеографических свидетелей существовавшего до эпохи неотектонических поднятий непосредственного контакта между пустынными флорами переднеазиатского центра и территорий Нагорного Дагестана.

Мы рассматриваем фрагменты этой пустынной флоры как отдельные звенья некогда единой цепи событий, связывающей ее с уцелевшим в бассейне того же Андийского койсу арчевым редколесьем из *Juniperus polycarpos* C. Koch и целым рядом других элементов средиземноморско-переднеазиатской степной и древесно-кустарниковой флоры.

Интересно отметить, что, подобно тому как в некоторых горных районах Южной Армении, а также Северного Ирана (Zohary, 1963), где пояс *Juniperus polycarpos* C. Koch на высотном профиле непосредственно сменяется поясом высокогорных дубрав из *Quercus macranthera* Fisch. et Mey., в верховьях Андийского койсу все еще сохранился подобный контакт в распространении арчи, достигающей на южных склонах 1800—2000 м над ур. м. и произрастающей в окружении субальпийских редколесий из дуба восточного.

Всеми этими особенностями растительности и флоры, подчеркивающими древние связи с Южным Закавказьем и Передней Азией, Нагорный Дагестан существенным образом отличается от других районов северного склона Большого Кавказа.

ЛИТЕРАТУРА

Будагов Б. А. (1964). О характере новейших тектонических движений в районе Шахдагского массива (юго-восточный Кавказ) в связи с находкой верхнесарматской фауны. ДАН СССР, 155, 2. — Гроссгейм А. А. (1925). Типы растительности северной части Нагорного Дагестана. Изд. Даг. н.-и. инст. — Гроссгейм А. А. (1939). Флора Кавказа, I. — Гроссгейм А. А. (1945). Флора Кавказа, 4. — Кузнецов Н. И. (1910). Нагорный Дагестан и значение его в истории развития флоры Кавказа. Изв. Русск. геогр. общ., 156, 6—7. — Лавренко Е. М. (1965). О некоторых основных задачах изучения географии и истории растительного покрова субаридных и аридных районов СССР и сопредельных стран. Бот. журн., 9. — (Липский В. И.) Lipsky W. (1897). Florae caucasicae imprimis Colchicae novitates. Acta Horti Petropol., 14, 10. — Минатуллаев Н. А. (1965). Нові видиі полин в Дагестану. Укр. бот. журн., 3. — Митин Н. Е. (1964). Верхнеюрские и валанжинская аридные осадочные формации Северного Кавказа. ДАН СССР, 157, 6. — Попов М. Г. (1938). Основные этапы формообразования и иммиграции во флоре Средней Азии в век антофитов и реликтовые типы этой флоры. Пробл. реликтов во флоре СССР. — Прилипко Л. И. (1939). Растительные отношения в Нахичеванской АССР. Тр. Бот. инст. Аз. фил. АН СССР, 7. — Родин Л. Е. и Н. И. Рубцов (1956). Полукустарничковые полынные и солянковые пустыни. Растит. покров СССР, поясн. текст. к геобот. карте, 2. — Рупрехт Ф. И. (1862). Предварительный отчет о путешествии на Кавказе в 1860—1861 гг. Зап. Ак. наук, I.— Сафронов. И. Н. (1964). Основные этапы развития рельефа Северного Кавказа. Изв. Всес. геогр. общ., 5. — Сосновский Д. И. (1915). Ботанико-географические исследования в Ольтинском округе Карской области. Зап. Кавк. отд. Русск. геогр. общ., 28, 5. — Тахтаджян А. Л. (1937). Ксерофитная растительность скелетных гор Армении. Тр. Арм. фил. АН СССР, сер. биолог., 5, 2. — Тахтаджян А. Л. (1941). Ботанико-географический очерк Армении. Тр. Бот. инст. Арм. фил. АН СССР, 2. — Тумаджанов И. И. (1940). Бук и буковые леса в Нагорном Дагестане. Тр. Бот. инст. Груз. фил. АН СССР, 7. — Чиликина Л. Н. (1960). Очерк растительности Дагестанской АССР и ее природных угодий. Тр. Отдела растит. ресурсов Даг. фил. АН СССР, 2. — Чиликина Л. Н. и Е. В. Шифферс. (1962). Карта растительности Дагестанской АССР и пояснительный текст. — Boissier E. (1879). Flora orientalis, 4. — Zohary M. (1963). On the geobotanical structure of Iran. Bul. of the research council of Israel, 11 D, Supplement.

Институт ботаники
Академии наук Грузинской ССР,
Тбилиси.

ANCIENT DESERT IN THE MOUNTAINOUS PART OF DAGHESTAN

By I. I. Tumadjanov

SUMMARY

The article comprises the descriptions of the patches of saltwort desert found by the author in the arid kettle holes in the mountainous part of Daghestan, on the outcrops of gypsum rocks. Two groups of plants are prominent in the flora of these deserts; on the one hand, there is a large group of species occupying here the isolated relict parts of their vast areas (*Salsola dendroides S. ericoides*, *Nitraria schoberi* etc.), on the other hand, a group of local endemics with narrow ranges (*Sosnovskya ruprechtii*, *Hordeum daghestanicum*, *Salsola daghestanica* etc.).

The author regards the saltwort desert of the mountainous part of Daghestan as a relict of the ancient Tertiary stony desert that had penetrated into the Great Caucasus from Antasia during the period preceding the neotectonic elevations, when the territory of the recent mountainous Daghestan was not isolated by high mountain ranges and the migration of species was not hampered by any natural barriers.

УДК 581.526.55 (235.211)

Г. М. Ладыгина и Н. П. Литвинова

ИЗУЧЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ВЫСОКОГОРИЙ ПАМИРА

С 4 рисунками

(Получено 1 XII 1965)

G. M. LADYGINA AND N. P. LITVINOVA. THE STUDIES OF PLANT COMMUNITIES IN THE HIGH-MOUNTAIN REGIONS OF THE PAMIRS

В течение нескольких лет на Памирской биологической станции Академии наук Таджикской ССР проводились исследования многолетней и сезонной динамики высокогорных растительных сообществ и их эдификаторов. Наблюдения сочетались с изучением комплекса факторов внешней среды. Основные работы были сосредоточены в долине р. Чечекты (бассейн р. Акбайтал) в диапазоне высот от 3860 до 4760 м над ур. м.

Исследования позволили сделать ряд предварительных выводов о закономерностях распределения растительности по высотам в зависимости от климатических показателей, о многолетнем и сезонном ритме развития сообществ, об ограниченности процессов возобновления.

При выделении поясов растительности в горных странах не все исследователи придерживаются единого принципа. Многие (Humboldt, 1807, 1817; Еленевский, 1938; Краснов, 1888; Станюкович, 1949, 1954; Шифферс, 1953, и др.) придают большую роль климатическому фактору. Для высокогорий Восточного Памира К. В. Станюковичем (1949), в зависимости от количества выпадающих осадков и господства определенного типа растительности, выделены нивальный, альпийский и субальпийский пояса. Позднее (1954), кроме конкретного термина «пояс растительности», им предложено понятие высотных ступеней, в каждую из которых в различных горных странах могут входить один или несколько поясов и типов растительности. Понятие «ступени» позволяет сравнивать закономерности распределения растительности по высотам в различных горных системах.

Анализ климатических данных для Восточного Памира позволил внести дополнения в характеристику высотных ступеней. Нижняя высокогорная ступень на Памире располагается на высотах от 3600 до 4100—4200 м над ур. м. Табл. 1 иллюстрирует многолетние климатические данные метеорологических станций, расположенных в пределах этих высот на Памире.

Из приведенных данных следует, что нижняя высокогорная ступень на Памире имеет среднюю температуру лета 5—10°, что, по схеме Р. И. Аболина (1930), соответствует температурному режиму холодно-умеренного пояса или альпийскому поясу высоких гор. Количество безморозных дней в пределах нижней высокогорной ступени по мере возрастания высоты сокращается от 60 до 5. Среднее годовое количество осадков

ТАБЛИЦА 1

Климатические показатели метеорологических станций Восточного Памира

Станции и высота (в м над ур. м.)	Температура (в °С)		Число безморозных дней	Осадки (в мм)	
	средняя годовая	средняя летняя		средние годовые	средние летние
Каракуль,[1] 3394	—4.3	5.7	5—10	62	30
Памирская биологическая станция, 3860	—2.0	7.6	25—50	100	61
Мургаб, 3640	—1.0	10.0	30—60	73	41

колеблется в пределах 60—100 мм. Для растений большое значение имеют температуры припочвенного слоя воздуха (Райкова, 1944). Из наших данных, основанных на показаниях недельных термографов, установленных на высоте 10 см от уровня почвы, следует, что на высотном профиле в долине р. Чечекты на абсолютных высотах от 3800 до 4100—4200 м над ур. м. в течение июня—августа в 1958—1960 гг. всегда наблюдался без-

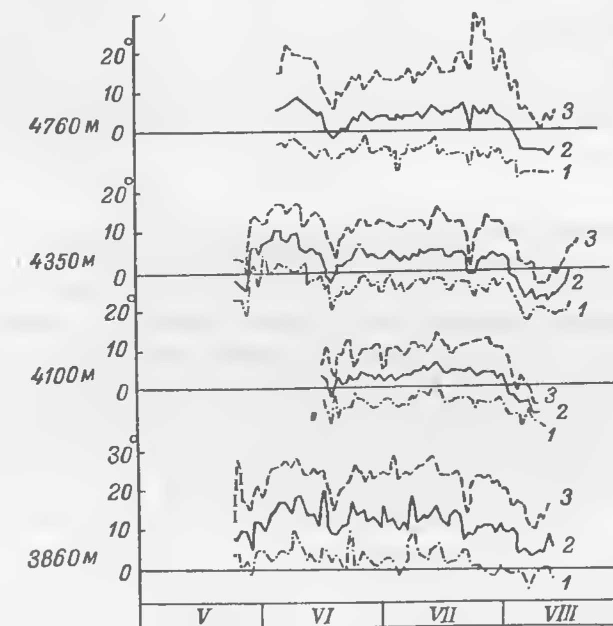


Рис. 1. График хода температур в приземном слое воздуха на различных абсолютных высотах профиля за 1960 г. (по показаниям недельных термографов). 1 — суточные минимальные температуры; 2 — средние суточные; 3 — максимальные.

морозный период, который даже в наиболее холодный 1960 г. достиг на высоте 3860 м 38 дней. По мере увеличения абсолютной высоты количество безморозных дней уменьшается (рис. 1). По показаниям термометра в английской будке, за период 1939—1960 гг. на высоте 3860 м над ур. м. количество безморозных дней колеблется от 25 до 50, однако они нередко разобщены заморозками от —1 до —5°. Следовательно, для нижней высокогорной ступени характерно наличие безморозных дней в припочвенном слое воздуха, которые в отдельные годы группируются в безморозные

[1] Метеорологическая станция Каракуль размещена в озерной котловине, закрытой для доступа влажных воздушных масс высокими широтными хребтами; отсюда низкие показания количества осадков.

периоды. На высоте 4100—4200 м над ур. м. на Восточном Памире проходит граница зоны ежедневного утреннего мороза. По данным С. И. Радченко (1940), низкие температуры воздуха ограничивают развитие надземных органов растений. На Памире с границей ежедневных заморозков связана верхняя граница широкого распространения полынно-терескеновых пустынь. На смену им от высоты 4100—4200 м над ур. м. приходит господство растений-подушек.

По мере возрастания абсолютной высоты происходит снижение средних суточных температур и некоторое затухание амплитуд колебания температур, резко сокращается сумма положительных температур вегетационного периода. Так, в течение 1958—1960 гг. на высоте 3860 м над ур. м. она равна 374°, на высоте 4350 м — 209° и на высоте 4760 м — 161°. Отсутствие безморозных дней, сильная солнечная радиация (до $150 \cdot 10^3$ люкс, по данным Т. А. Глаголевой), недостаточное увлажнение создают своеобразный ландшафт верхней высокогорной ступени, приводят к внешнему сходству различные жизненные формы растений. Для растительного покрова этой ступени характерны низкорослость, разреженность, обилие подушкообразных форм роста. Поэтому нам представляется возможным называть криофитными (Овчинников, 1941) все сообщества и отдельные растения, произрастающие в условиях ежедневных заморозков в течение периода вегетации. В пределах Восточного Памира в зону криофитов входит вся верхняя высокогорная ступень от 4100—4200 м над ур. м. до верхнего предела произрастания цветковых растений. Однако принимая во внимание условия существования отдельных сообществ, ритм их развития и жизненные формы растений-эдификаторов, в пределах

ТАБЛИЦА 2

Схема распределения основных эдификаторов в верхней высокогорной ступени в зависимости от элементов рельефа и влажности почв

Элементы рельефа		Влажность почв		
		слабая (1—12%)	средняя (3—20%)	сильная (15—30%)
Мелкоземисто-щебенистые склоны.	Повышения.	*Ajania tibetica, Dracocephalum paulsenii, Parrya excapa, Braya pamirica.*	*Hedysarum cephalotes, Potentilla pamiroalaica, Chorispora macropoda, Androsace pavlovskyi.*	*Deyeuxia anthoxanthoides.*
	Ровные участки.	*Acantholimon diapensioides, Hordeum turkestanicum, Poa glauciculmis.*	*Oxytropis immersa, Potentilla pamirica, Carex alexeenkoana.*	*Sibbaldia tetrandra, Kobresia capilliformis. Oxygraphis glacialis.*
	Понижения.	*Acantholimon hedinii.*	*Smelovskia calycina, Carex stenocarpa, Leontopodium ochroleucum.*	*Carex melanantha, C. pseudofoetida, Primula moorcroftiana.*
Осыпи.		*Artemisia rutifolia. Dasiphora dryadanthoides.*	*Artemisia santolinifolia, Rhodiola heterodonta, Lonicera semenovii.*	*Waldheimia glabra, Saussurea glacialis, Rhodiola gelida, Oxytropis platonychia.*
Скалы.		*Macrotomia cana.*	*Rheum reticulatum.*	*Pyrethrum pyrethroides.*

Примечание. Цифры в скобках показывают колебание влажности в метровом слое почвы.

верхней высокогорной ступени можно выделить криофитные луга, степи и подушечники.

На табл. 2 показано размещение эдификаторов основных сообществ в верхней высокогорной ступени в зависимости от элементов рельефа и влажности почв.

Наиболее широкого экологического диапазона в верхней высокогорной ступени достигают сообщества подушечников. Они образованы кустарничковыми, полукустарничковыми и травянистыми жизненными формами. Местообитания, средние по условиям увлажнения, с колебанием влажности за вегетационный период в метровом слое почвы порядка 3—20%, занимают в основном травянистые подушкообразные растения: *Potentilla pamiroalaica* Juz., *Smelovskia calycina* (Steph.) C. A. Mey., *Leontopodium ochroleucum* Beauv. и др. Подушкообразные полукустарнички *Ajania tibetica* (Hook. f. et Thoms.) Tzvel., *Dracocephalum paulsenii* Briq. способны довольствоваться небольшим увлажнением (1—12%). Типичные растения-подушки — кустарничковые жизненные формы *Acantholimon diapensioides* Boiss., *Sibbaldia tetrandra* Bge. и др. требуют различного увлажнения. *Acantholimon diapensioides* встречается на сухих местообитаниях, в то время как *Sibbaldia tetrandra* предпочитает сильно увлажненные площади.

Луга занимают местообитания с близким к поверхности уровнем грунтовых вод, — они развиваются вдоль линий стока снеговых талых вод или близ края ледников. Влажность почвы на лугах в течение наиболее сухих периодов лета не падает ниже 15%. К лугам принадлежат сообщества с господством осок (*Carex melanantha* C. A. Mey., *C. pseudofoetida* Kük.), кобрезий (*Kobresia capilliformis* Ivan.) и примул (*Primula moorcroftiana* Wall.).

Степи с господством дерновинных многолетних злаков — *Poa glauciculmis* Ovcz., *Hordeum turkestanicum* Nevski, занимают мелкоземисто-щебнистые склоны в «ветровой тени» со слабым увлажнением в период вегетации (табл. 2) и всегда со снеговым покровом в зимнее время.

Годовая и сезонная динамика развития всех сообществ высотного профиля определяется прежде всего климатическими условиями. На рис. 2 сопоставлены изменения температур и феноспектры развития наиболее распространенного на Восточном Памире сообщества терескена *Eurotia ceratoides* C. A. Mey. с полынью *Artemisia rhodantha* Rupr. на высоте 3860 м над ур. м. за период 1958—1960 гг. В течение этого периода погодные условия последовательно ухудшались. В 1958 г. в районе Памирской биостанции выпало 87.3 мм осадков, в 1959 г. — 70.5 мм, в 1960 г. (с января по сентябрь) — 64.8 мм. Ухудшение метеорологических условий привело к нарушению нормального ритма развития растений; в 1960 г. у полыни и терескена наблюдалось выпадение генеративных фаз, ничтожна была и урожайность (0.5 ц/га).

Дружное массовое завершение всех фаз сезонного развития в 1960 г. наблюдалось во многих сообществах подушечников, что говорит об их высокой приспособленности к суровым условиям высокогорий. В степных группировках ряд видов не вступил в генеративные фазы развития, большой процент составили у них вегетативные побеги. На лугах доминирующие виды *Carex melanantha* C. A. Mey. и *C. stenocarpa* Turcz. ушли в зиму с зелеными плодами.

Большое влияние на ритмику сезонного развития растений оказывает обитание их на определенной абсолютной высоте. По мере ее возрастания сокращается вегетационный период. На высоте 3860 м над ур. м. он продолжается 100—180 дней, на высоте 4350 м — 80—120 дней, на высоте 4700 м — 60—80 дней. Следовательно, при подъеме на 1000 м на Восточном Памире продолжительность вегетации сокращается вдвое. С этим связано резкое сокращение отдельных фаз развития растений. На больших высотах вегетация приурочена к очень короткому наиболее благоприятному периоду. Для всех растений в сообществе характерно

дружное наступление фаз развития. Если на высоте 3860 м над ур. м. *Potentilla pamirica* Th. Wolf в памирском питомнике диких растений может цвести двукратно (при этом цикл ее вегетационного развития продолжается 130 дней), то в более суровой обстановке долины р. Чечекты на высоте 4400 м растения вегетируют 70—80 дней, соответственно сокращая все фазы развития.

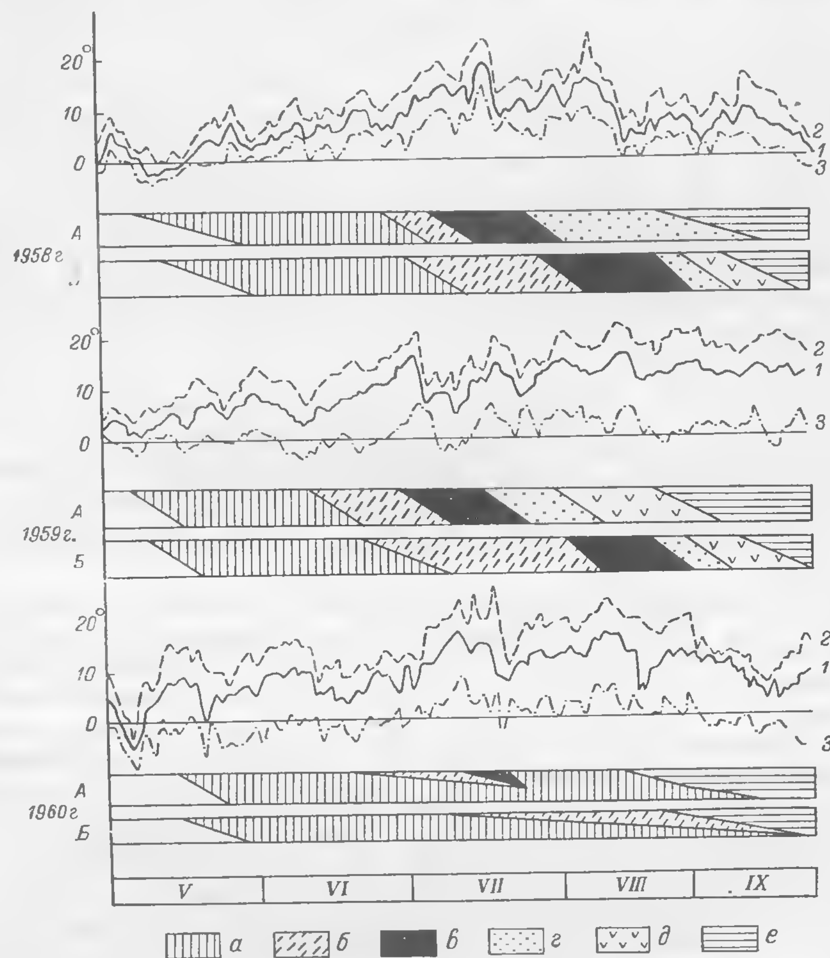


Рис. 2. Графики изменения температур воздуха и феноспектры ассоциации Eurotia ceratoides+Artemisia rhodantha на выс. 3860 м над ур. м. 1958—1960 гг.

1 — средние суточные температуры; *2* — максимальные суточные температуры; *3* — минимальные суточные температуры. *а* — вегетация; *б* — бутонизация; *в* — цветение; *г* — зеленые плоды; *д* — обсеменение; *е* — отмирание. *А* — *Eurotia ceratoides* С. А. Mey.; *Б* — *Artemisia rhodantha* Rupr.

С увеличением абсолютной высоты возрастает степень выпадения генеративных фаз (цветения и плодоношения). По наблюдениям А. П. Стешенко (1960), преобладание вегетативных побегов ведет к сохранению жизни ветвей и увеличению продолжительности жизни растений. Интенсивное образование и отмирание генеративных побегов приводит, наоборот, к старению и сокращению продолжительности жизни. Выпадение в отдельные годы генеративных фаз развития обеспечивает, таким образом, значительную продолжительность жизни большинства высокогорных растений.

С возрастанием абсолютной высоты наблюдается сокращение линейного прироста как вегетативных, так и генеративных побегов. При этом, как правило, рост вегетативных побегов замедляется в период активного развития генеративных. Наибольшие величины прироста генеративных побегов наблюдаются во время наступления фаз — бутонизации и цветения, высота же вегетативных побегов стабилизируется в период фазы цветения. Процесс образования и роста новых листьев и вегетативных побегов продолжается: однако они не превышают высоты листьев ранней генерации. Замедление роста генеративных побегов отмечается лишь в период плодоношения.

Ритм развития растений связан с их систематическим положением. На всех высотах профиля наиболее продолжительный период сезонного развития имеют сложноцветные. Фаза цветения у видов этого семейства

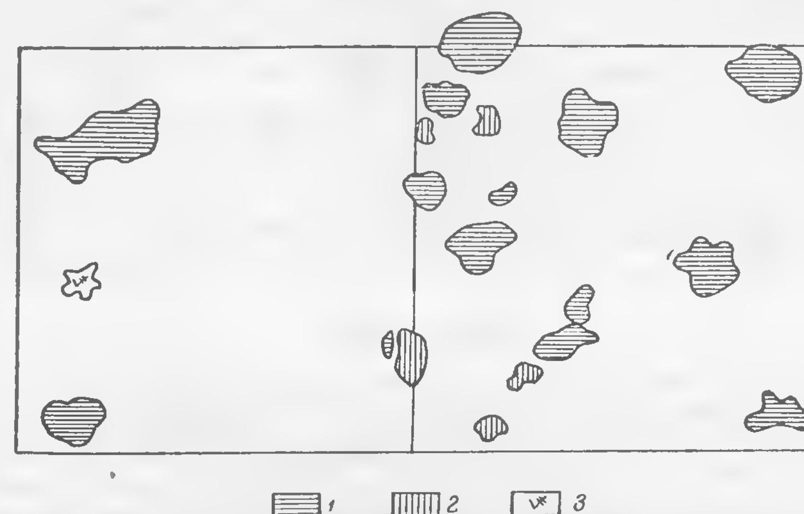


Рис. 3. Проективное покрытие надземных частей растений в ассоциации Eurotia ceratoides+Artemisia rhodantha на площади 1×2 м². Август 1958 г.

1 — *Eurotia ceratoides* С. А. Mey.; *2* — *Artemisia rhodantha* Rupr.; *3* — *Torularia korolkovii*.

протекает в наиболее поздние сроки. Растения нередко уходят в зиму с зелеными плодами. У большинства видов полыней (Стешенко, 1960) почки возобновления бывают недостаточно сформированы с осени. Иной ритм развития имеют осоковые. Вегетационный период их развития наиболее краток, цветение протекает в июне—июле. К моменту наступления зимы растения имеют хорошо сформированные почки возобновления (Стешенко, 1960).

С систематической принадлежностью вида тесно связана и продолжительность отдельных фаз развития. У большинства розоцветных фаза цветения сильно растянута. *Potentilla pamirica*, пересаженная в питомник диких растений на биостанции, цветет за вегетационный сезон дважды. В обычных условиях большинство представителей рода *Potentilla* цветет в течение 40—50 дней. На одном растении одновременно встречаются и цветущие и плодоносящие побеги. *Sibbaldia tetrandra* на высоте 4760 м над ур. м. цветет до 20 дней, значительно дольше других компонентов сообщества. Экземпляры, пересаженные с этой высоты в питомник (3860 м), цвели 30 дней.

Наиболее короткую фазу цветения имеют злаки. По продолжительности прохождения цикла развития в течение вегетационного сезона они могут быть кратко или длительно развивающимися, но фаза цветения злаковых сообществ Памира длится от нескольких дней (*Stipa orientalis* Trin., *S. glareosa* Smirn.) до 2 недель (*Poa glauciculmis*, *Hordeum turkestanicum*). Эти особенности злаков подтвердились при их пересадке в питомник диких растений на биостанции.

Длительные исследования динамики растительных сообществ Восточного Памира, основанные на зарисовках проективного покрытия в постоянных трансектах размером 1×10 м и 1×2 м, показали, что за период 1958—1960 гг. процессы возобновления во всех сообществах были ничтожны. Этому способствовали неблагоприятные погодные условия.

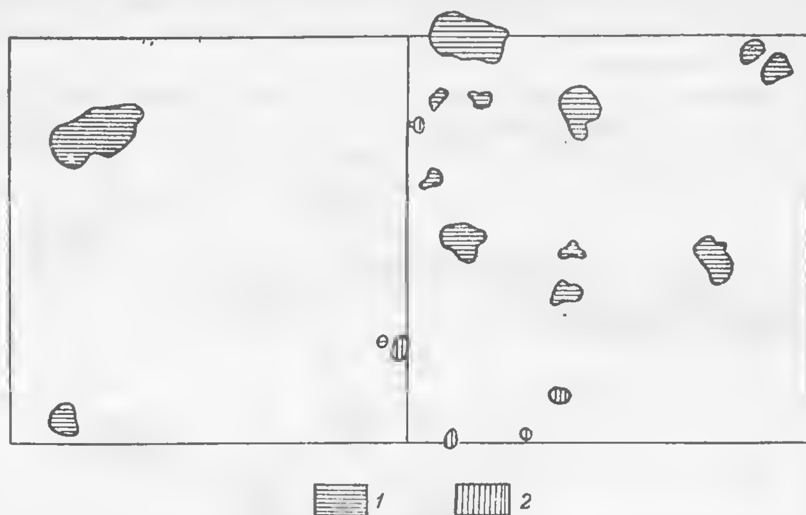


Рис. 4. Проективное покрытие надземных частей растений в ассоциации Eurotia ceratoides+Artemisia rhodontha на площади 1×2 м². Август 1960 г.

Обозначения те же, что на рис. 3.

В целом за эти годы для динамики сообществ были характерны: выпадение видов, отмирание отдельных побегов, сокращение проекции надземных частей растений. Особенно ощутимы эти процессы в пустынных сообществах. На рис. 3 и 4 изображены трансекты с указанием горизонтальных проекций для надземных частей растений в сообществе Eurotia ceratoides+Artemisia rhodantha на высоте 3860 м над ур. м. за 1958 и 1960 гг. В течение этого периода шло сокращение горизонтальной проекции растений и выпадение травянистых видов, *Torularia korolkovii* (Rgl. et Schm.)

ТАБЛИЦА 3

Урожайность памирских пастбищ (сухой вес, в ц/га)

Высота (в м над ур. м.)	Ассоциации	По нашим данным (1960 г.)			По данным И. А. Райковой
		12 VII	12 VIII	средняя	
3860	Eurotia ceratoides + Artemisia rhodantha	0.4	0.6	0.5	0.5—1.5
	Artemisia rhodantha + Stipa orientalis	0.6	0.7	0.6	1.0—8.0
	Stipa glareosa — Oxytropis chiliophylla	0.8	0.4	0.6	0.5—7.0
4350	Potentilla pamirica + Oxytropis immersa	1.2	1.6	1.4	2.0—4.0
	Hordeum turkestanicum — Hedysarum cephalotes	1.1	1.7	1.4	—
4760	Carex melanantha + Saxifraga hirculus	1.5	1.8	1.6	—
	Ajania tibetica + Androsace pavlovskyi	0.7	1.1	0.9	—
	Oxytropis immersa + Colpodium leucolepis	0.8	1.2	1.0	—

Schulz и др. Аналогичную картину можно было наблюдать в степном сообществе Stipa glareosa+Artemisia rhodantha на высоте 3900 м. Здесь, наряду с общей тенденцией сокращения горизонтальных проекций надземных частей растений и выпадением мезофильных элементов, в частности *Taraxacum eriopodum* (Don.) DC., шло вымирание злаков и внутренних частей у растений-подушек, усилились процессы партикуляции полукустарничков. На основе вышеизложенного можно предполагать, что воздействие неблагоприятных климатических факторов влечет выпадение в сообществах мезофильных растений и злаков, способствует процессам партикуляции полукустарничков и образованию «ведьминых колец» (Райкова, 1930) у растений-подушек. На высотах, превышающих 4100 м над ур. м., в течение 1958—1960 гг. выдерживалась большая стабильность растительного покрова. Возобновление и отмирание видов было здесь менее распространено по сравнению с нижележащими высотными ступенями.

В 1960 г. был произведен учет урожайности в различных сообществах высотного профиля. Полученные данные показали низкую урожайность всех типов пастбищ (табл. 3), она значительно ниже цифр, указанных И. А. Райковой (1944). Это свидетельствует о резком колебании урожайности пастбищ в зависимости от погодных условий, а также о нерациональном использовании пастбищ в последние годы.

Выводы

1. В высокогорьях Восточного Памира можно выделить 2 высотные ступени, характеризующиеся следующими климатическими показателями: нижняя высокогорная ступень (3600—4200 м над ур. м.) имеет среднюю температуру лета 5—10°; количество безморозных дней — 5—60; среднее количество осадков за вегетационный период — 67 мм. Верхняя высокогорная ступень (4200—4800 м) имеет среднюю температуру лета 0—5°. Безморозные дни единичны. Среднее количество осадков за вегетационный период — 80 мм.

2. Отсутствие безморозных дней, сильная солнечная радиация, недостаточное увлажнение создают специфичный ландшафт верхней высокогорной ступени. Это позволяет нам называть криофитами все растения данной ступени.

3. В зависимости от условий произрастания, ритма развития и жизненных форм растений-эдификаторов в верхней высокогорной ступени можно различать криофитные луга, степи и подушечники. Последние обладают наибольшим экологическим диапазоном и проявляют наибольшую приспособленность к суровым условиям высокогорий.

4. Годовая и сезонная динамика развития сообществ находится в тесной связи с климатическими и погодными условиями. Неблагоприятный режим 1960 г. привел к нарушению нормального ритма развития растений.

5. Абсолютная высота влияет на продолжительность вегетационного периода. По мере поднятия в горы вегетационный период уменьшается, сокращаются сроки прохождения отдельных фаз развития, возрастает единовременность фаз вегетации и перехода к генеративным фазам.

6. Произрастание растений в местностях с большими абсолютными высотами способствует выпадению генеративных фаз развития, а это в свою очередь приводит к увеличению продолжительности жизни.

7. По мере возрастания абсолютной высоты сокращается линейный прирост вегетативных и генеративных побегов растений.

8. Ритм развития растений в сообществе, продолжительность отдельных фаз связаны с систематической принадлежностью растений.

9. Многолетнее изучение динамики растительного покрова Памира показало, насколько тесно связано развитие растительных сообществ с климатическими факторами. Неблагоприятные условия 1959—1960 гг.

ограничивалась с запада возвышенностями Урала, представлявшего в этот отрезок геологического времени меридиональную гряду пологих холмов, абсолютные отметки которых, по-видимому, колебались в пределах 200—500 м. С юга и востока низменность обрамлялась невысокими плоскогорьями Казахской складчатой страны и Сибирской платформы, примерно с такими же абсолютными отметками. На юго-востоке, в районах современной Алтае-Саянской складчатой области, в это время существовали низкие горы, высота которых, вероятно, не превышала 500—1000 м над ур. м. Вдоль всего обрамления низменности выделяется узкая полоса низменной денудационной равнины.

Как показывают палинологические исследования, наибольшее количество пыльцы древних покрытосемянных отмечается в спорово-пыльцевых спектрах из отложений сеномана, приуроченных к южной, западной и юго-восточной возвышенным областям суши, обрамлявшим равнину Западно-Сибирской низменности. Интересно отметить, что сеноманские покрытосемянные проникали далее всего на север по возвышенностям палео-Урала, достигая примерно 61° с. ш.; на восточной окраине низменности, вдоль Енисейского кряжа, столь далекой экспансии их на север не наблюдается. В центральные районы низменности, в область низкой озерно-аллювиальной равнины покрытосемянные растения в сеноманский век проникли еще в очень незначительных количествах и практически отсутствовали в пределах северных территорий. Так, в районах широтного течения р. Оби и далее на север в сеноманских спорово-пыльцевых комплексах отмечается не более 5—10, изредка 15% пыльцевых зерен покрытосемянных неопределенной систематической принадлежности. В то же время на юге рассматриваемой территории, в областях южного обрамления низменности, пыльца их занимает от 20 до 40% всего спектра, в ее состав е присутствуют: *Salix*, *Betula*, *Quercus*, *Acer*, *Castanea*, *Ericaceae*, *Nyssa*, *Rhamnaceae*, *Magnolia*, *Carya* и др. Нельзя не отметить участие во флоре сеномана, в районах южного обрамления низменности, вечнозеленых растений: *Myrica*, *Myrtaceae*, *Oleaceae* и некоторых других. На Южном и Среднем Урале, а также на территории Западно-Сибирской низменности эти растения отсутствовали, здесь в спектрах доминирующая роль принадлежала листопадным формам. На Урале — это были почти исключительно представители сем. *Salicaceae*, *Betulaceae* и *Aceraceae*, а в низменности, в ее южных и юго-восточных районах, — сем. *Fagaceae*, *Tiliaceae*, *Juglandaceae*, *Ulmaceae*, *Aceraceae* и др.

В сеноманское время значительная площадь Западно-Сибирской низменности была захвачена трансгрессирующим морем. И только на востоке и крайнем юго-востоке сохранились условия низкой озерно-аллювиальной равнины, развивавшейся все в тех же условиях влажных субтропиков. Претерпел процесс старения и рельеф обрамления. Урал, Казахская складчатая страна и Сибирская платформа подверглись пенепленизации и превратились в низменную денудационную равнину с абсолютными отметками, не превышавшими, вероятно, 200 м. Только Алтае-Саянская область и Енисейский кряж представляли собой в это время гряды пологих возвышенностей с высотами 200—500 м.

Спорово-пыльцевые спектры сенона свидетельствуют о широком расселении покрытосемянных растений на всей рассматриваемой территории. В спорово-пыльцевых комплексах, встреченных далеко на севере, в районах Хатангской впадины, бассейна р. Таз и на юге полуострова Ямал, наряду с большим количеством пыльцы покрытосемянных растений неопределенной систематической принадлежности (рр. *Triporina*, *Pollenites* и т. п.), присутствуют уже пыльцевые зерна р. *Myrica*, а также сем. *Salicaceae* и *Betulaceae*. Таким образом, спорово-пыльцевой анализ сенонских отложений северных районов Западной Сибири свидетельствует о произрастании в сеноне покрытосемянных намного севернее 61° с. ш.— границы их широкого распространения в сеномане.

На крайнем юге Западной Сибири, в областях, прилегающих к Казахской складчатой стране, в сенонских спорово-пыльцевых спектрах пре-

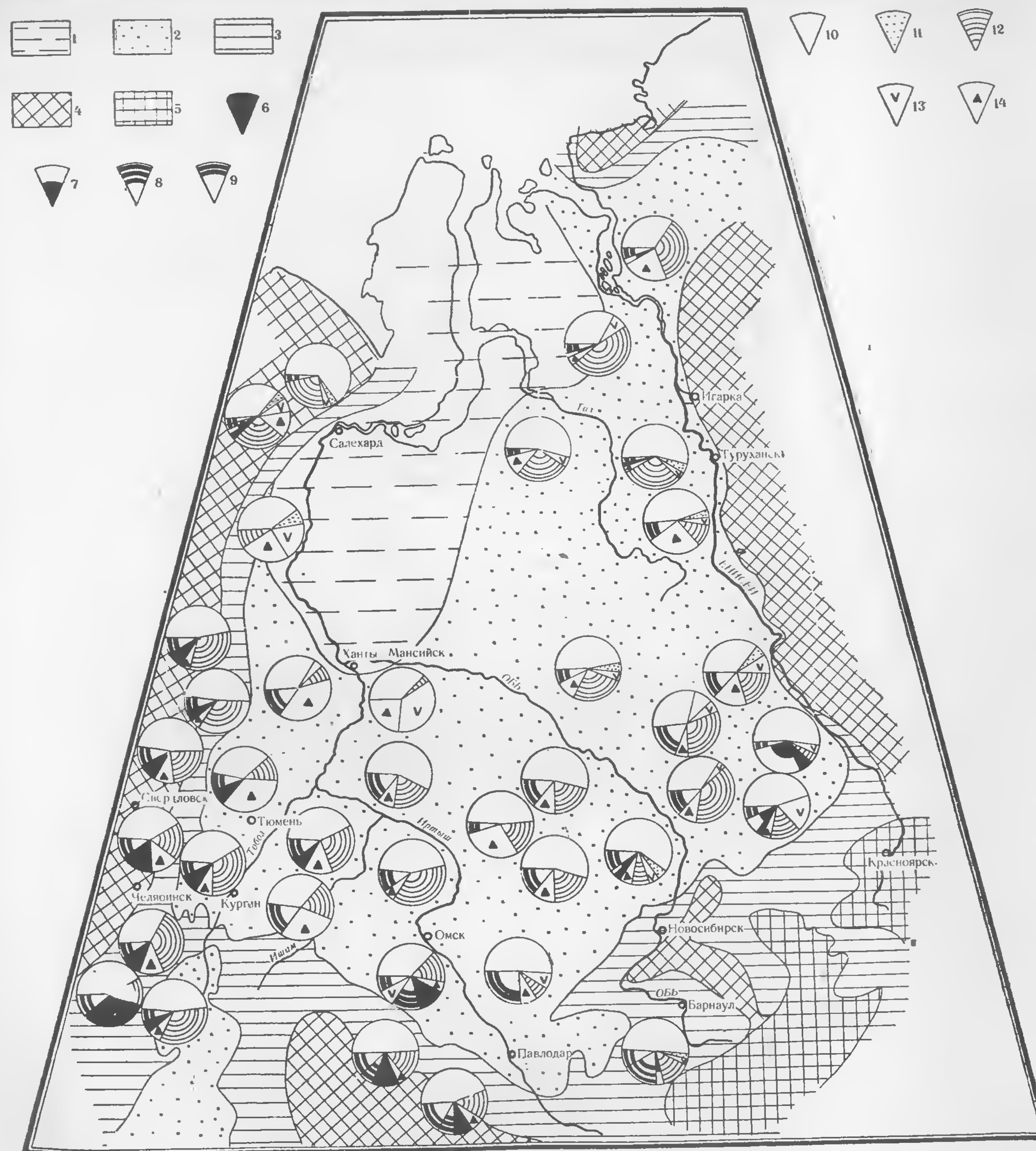


Рис. 1. Карточка распространения спорово-пыльцевых комплексов сеномана в Западной Сибири.

1 — область накопления морских осадков; 2 — низменная озерно-аллювиальная равнина — область накопления континентальных осадков; 3 — низкая денудационная равнина с абсолютными отметками поверхности от 0 до 200 м; 4 — возвышенные участки рельефа: холмогорья, плато, нагорья с абсолютными отметками 200—500 м; 5 — низкогорье с высотами около 1000 м; 6 — сем. *Betulaceae*, *Salicaceae*; 7 — сем. *Fagaceae*, *Juglandaceae*, *Tiliaceae*, *Ulmacae*, *Araliaceae*, *Aceraceae*; 8 — сем. *Myricaceae*, *Proteaceae*, *Myrtaceae*, *Rhamnaceae*, *Sapindaceae*, *Menispermaceae*, *Platanaceae*, *Oleaceae*, *Magnoliaceae*, *Moraceae*, рр. *Rhus*, *Nyssa*, *Liquidambar*, *Laurus*; 9 — пыльца, определяемая по искусственной классификации (рр. *Triporina*, *Extratriporo-pollenites* и др.); 10 — порядок *Filicales*; 11 — порядки *Bennettitales*, *Cycadales*, *Ginkgoales*; 12 — сем. *Pinaceae*; 13 — сем. *Araucariaceae*, *Podocarpaceae*; 14 — сем. *Taxodiaceae*.

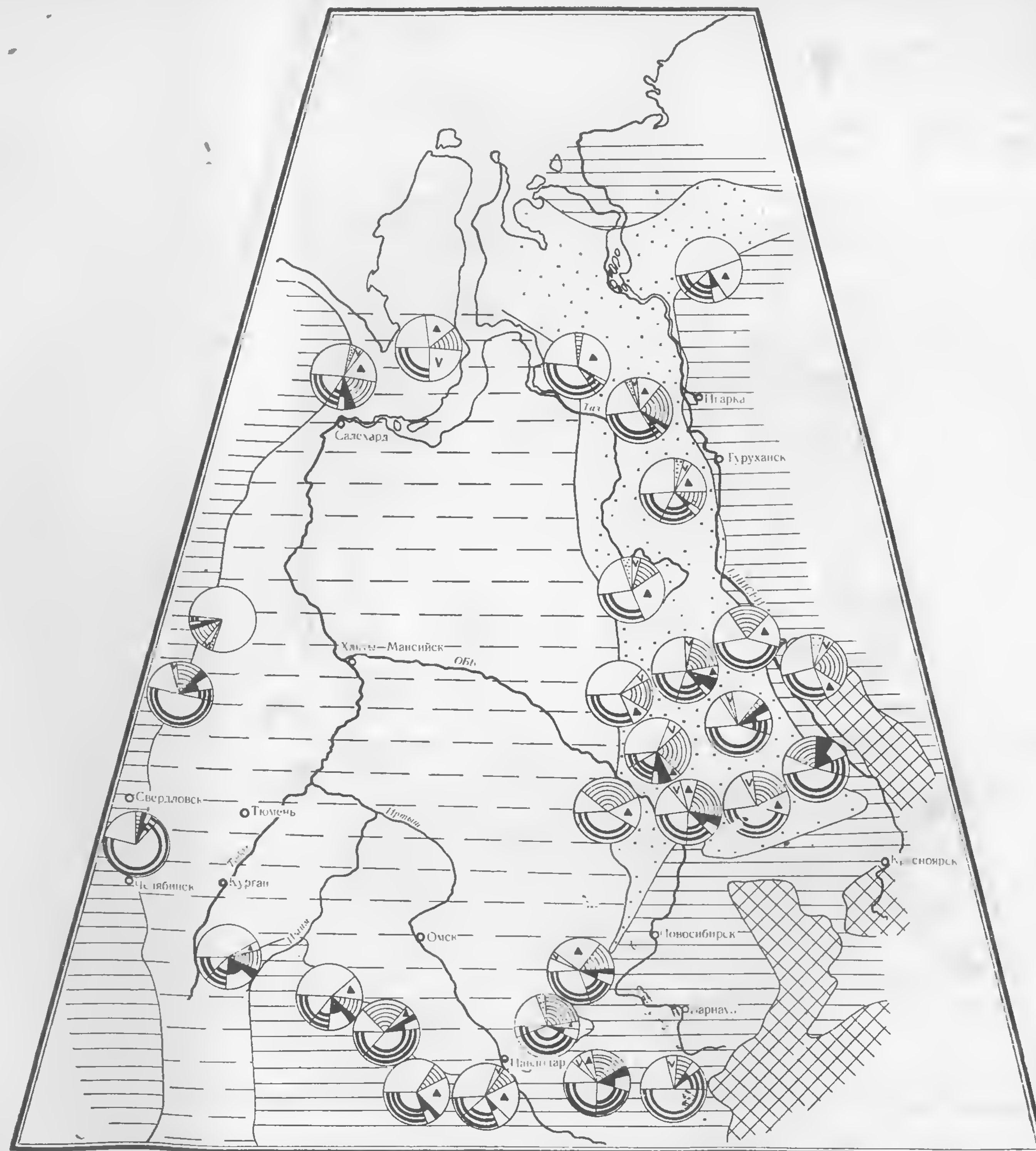


Рис. 2. **Карточка распространения спорово-пыльцевых комплексов сенона Западной Сибири.**

Условные обозначения те же, что на рис. 1.

обладают пыльцевые зерна вечнозеленых растений сем. *Myricaceae*, *Myrtaceae*, *Proteaceae*, *Lauraceae*. Отмечены единичные пыльцевые зерна пальм. На Урале в этот отрезок геологического времени сложились какие-то особые условия, благоприятствовавшие развитию папоротников (сем. *Osmundaceae*, *Polypodiaceae*, *Cyatheaceae* и др.) и покрытосемянных растений, продуцировавших пыльцу неопределенной систематической принадлежности. На юго-востоке низменности количество вечнозеленых растений заметно сокращается по сравнению с районами южного обрамления. Здесь доминируют растения сем. *Salicaceae*, *Betulaceae*, *Fagaceae*, *Ulmaceae*, *Aceraceae*, *Juglandaceae* и др. Как мы уже указывали, отдельные вечнозеленые элементы проникали и далее на север, но там они не играли существенной роли, и только в конце позднего мела они здесь достигли большего развития.

В итоге всего изложенного вырисовывается довольно четкая картина распространения древних покрытосемянных растений в Западной Сибири в позднемеловую эпоху. Как показывают наши рисунки, первая волна покрытосемянных проникла на рассматриваемую территорию из областей, прилегающих к ней с юга. Эта волна захватила сначала южные районы Западной Сибири и продвинулась на север, в основном по возвышенностям западного и восточного обрамления Западно-Сибирской низменности. В сеноманский век на севере, как на самой низменности, так и по ее обрамлению, покрытосемянные практически еще отсутствовали, произрастали в основном папоротники, таксодиевые, сосновые и некоторые другие хвойные. Эти районы были заселены покрытосемянными растениями только в сеноне.

Если первая волна древних покрытосемянных состояла преимущественно из представителей сем. *Salicaceae* и *Betulaceae*, то в сеноне вслед за ними, как в возвышенных областях обрамления, так и по озерно-аллювиальной равнине на территории низменности распространились теплолюбивые вечнозеленые растения сем. *Myrtaceae*, *Oleaceae*, *Lauraceae*, *Myricaceae* и др. Возможно, что их продвижение на север следует связывать с потеплением климата в сеноне, особенно на крайнем юге Западной Сибири.

Приведенные материалы совершенно очевидно свидетельствуют о том, что возможность проникновения древних покрытосемянных растений в Западную Сибирь откуда-то с севера полностью исключается. Вместе с тем они определенным образом подтверждают высказанное М. И. Голенкиным (1947), В. А. Вахрамеевым (1952) и А. Л. Тахтаджяном (1961) предположение о развитии первых покрытосемянных растений в тропической зоне земного шара с последующим их распространением на север в умеренные широты. По-видимому, основными путями их распространения служили в первое время возвышенные формы рельефа, что хорошо согласуется с представлениями Тахтаджяна (1961) о приуроченности первых покрытосемянных растений к горным условиям произрастания.

ЛИТЕРАТУРА

Вахрамеев В. А. (1952). Стратиграфия и ископаемая флора меловых отложений Западного Казахстана. Региональная стратиграфия СССР, 1. — Войцель З. А., Е. А. Иванова, Л. Г. Маркова и Ю. В. Тесленко. (1961). К истории развития мезозойской флоры Западно-Сибирской низменности. Тр. СНИИГГИМСа, 14. — Голенкин М. И. (1947). Победители в борьбе за существование в мире растений. Изд. 2-е. — Криштофович А. Н. (1957). Палеоботаника. Изд. 4-е. — Маркова Л. Г. (1962). Спорово-пыльцевые комплексы мезозоя Западно-Сибирской низменности. К I Международной палинологической конференции. Доклады советских геологов. — Тахтаджян А. Л. (1961). Происхождение покрытосеменных растений. Изд. 2-е. — Тесленко Ю. В. (1958). Находки остатков растений апт-альба в Западно-Сибирской низменности. ДАН СССР, 121, 5.

Сибирский научно-исследовательский институт геологии, геофизики и минерального сырья, г. Новосибирск.

(Получено 30 XI 1965).

THE ROUTES OF DISPERSAL OF THE MOST ANCIENT ANGIOSPERMS IN WESTERN SIBERIA

By U. V. Teslenko, A. V. Golbert and I. D. Poliakova

SUMMARY

The Cretaceous landscapes of Western Siberia have been studied on the basis of geological and palynological data. It has been established that the first angiosperms have penetrated into the area investigated during the Cenomanian from the adjacent more southern regions.

The routes of the northward extension of angiosperms stretched along the eastern and western borders of the West-Siberian Plain, traversed the prominences of the Plain and reached 61° n. l. In the central and northern regions of the Plain, occupied by an alluvio-lacustrine lowland, angiosperms were practically lacking. It was only during the Senonian that they extended farther northward, reaching such extreme northern regions as the Khatangian depression, the Yamal Peninsula and the Taz River basin. In the south of the West-Siberian Plain evergreen plants attained their culmination in the Senonian. They extended to the more northern regions, where they played, however, a virtually secondary role. All these facts support the assumption of Golenkin, Vakhrameyev and Takhtajan about the northward extension of angiosperms from southern regions. At the beggining of their dispersal their main routes adhered to the tracts of rugged elevated terrain, which is in agreement with Takhtajan's opinion that the earliest angiosperms were confined to rocky habitats.

УДК 581.132 : 634.948

Е. А. Акулова, Д. Г. Жмур и Ю. Л. Цельникер

КОЛИЧЕСТВО И СПЕКТРАЛЬНЫЙ СОСТАВ СВЕТА ПОД ПОЛОГОМ ЛЕСА РАЗНОЙ СОМКНУТОСТИ И СОСТАВА

С 9 рисунками

(Получено 10 VII 1964)

E. A. AKULOVA, D. G. ZHMUR AND J. L. ZELNIKER.
THE QUANTITY AND THE SPECTRAL COMPOSITION OF LIGHT UNDER FOREST CANOPIES OF DIFFERENT DENSITY AND COMPOSITION

Жизнедеятельность растений нижних ярусов леса, в частности древесного подроста, протекает в специфических условиях среды, сильно измененных по сравнению с открытым местом. Среди факторов, подвергающихся наиболее существенному изменению, пожалуй, на первое место следует поставить свет. Проходя через древесный полог, он в значительной степени ослабляется, а также изменяется по спектральному составу. В большом количестве работ, посвященных исследованию световых условий леса, авторы согласно приходят к выводу, что сомкнутый полог леса пропускает всего лишь около 1—5% падающего на него света (Иванов, 1915, 1932; Сахаров, 1940 г., 1948 г.). Однако большинство авторов не вскрывает общих количественных закономерностей пропускания света лесом (в зависимости от его таксационной характеристики, а также от характера падающей радиации), хотя попытки такого рода и предпринимались (Иванов, 1932, 1946; Burns, 1937; Поздняков, 1953; Jackson a. Harper, 1955). Исключение составляют работы В. А. Алексеева (1963а, 1963б, 1964), в которых автор анализирует закономерности пропускания света сквозь полог леса в зависимости от: а) наличия прямой радиации, б) высоты солнца, в) полноты и сомкнутости древостоя, г) возраста и высоты деревьев и д) типа леса. На основании этих данных, по таксационной характеристике древостоя и метеорологическим данным, можно рассчитывать (по крайней мере для сосняков) среднее количество света, проникающее под полог леса, не производя непосредственных измерений.

Является ли это среднее достаточной характеристикой светового режима под пологом леса? Многие исследователи отмечают большую пространственную неравномерность интенсивности света в лесу, особенно при высоком стоянии солнца, когда под полог проникает большое количество прямых лучей солнца, образуя «блики». Несмотря на то что в сомкнутом лесу блики занимают небольшую часть поверхности, интенсивность света в них так велика, что очень существенно повышает значение величины средней освещенности в лесу по сравнению с показателями, рассчитанными только по освещенности теневых участков (Whitmore a. Wong, 1959). Поскольку средняя освещенность с учетом бликов не соответствует условиям освещения большей части территории леса, целый ряд авторов при измерениях вообще исключают участки с бликами (Seybold, 1936;

Atkins и др., 1937; Egle, 1937; Roussel, 1953; Coombe, 1957), тогда как другие настаивают на их включении (Evans, 1956; Ashton, 1958; Алексеев, 1963а, 1963б, 1964). Пока неясно, играют ли блики существенную роль для жизнедеятельности растений нижних ярусов, тем более что они быстро передвигаются и освещают каждое растение лишь на короткий срок. Очень мало данных также и об относительной площади бликов в зависимости от высоты солнца и сомкнутости крон древостоя. По-видимому, этот вопрос нуждается еще в специальном исследовании.

Наряду с изучением количества света под пологом леса неоднократно исследовался и его спектральный состав. Было установлено, что пропускание зеленых и инфракрасных лучей выше, чем красных и синих, и потому радиация в лесу значительно беднее фотосинтетически активными лучами, чем на открытом месте (Иванов, 1932, 1954). Последнее наряду с общим ослаблением радиации может отрицательно сказаться на синтезе органического вещества у древесного подроста, кустарников и растений травяного покрова (Иванов, 1946; Клешнин, 1955; Юрина и Жмур, 1962).

Кроме того, изменение спектрального состава света пологом леса ставит перед исследователями методические трудности. В частности, встает вопрос о том, каким прибором целесообразнее измерять свет в лесу. Наиболее удобный и распространенный прибор для световых измерений — люксметр — имеет максимум спектральной чувствительности в желто-зеленых лучах; а поскольку их в составе видимого излучения в лесу больше, чем на открытом месте, показания прибора в лесу будут искусственно завышенными. Поэтому ряд исследователей до недавнего времени решительно выступал против применения люксметра при измерении света внутри растительного покрова (Иванов, 1946, 1954; Белл, 1955, 1956а). В последнее время многие авторы рекомендуют пользоваться люксметром, вводя в результаты измерений поправки на изменение качества света (Гуляев, 1963; Рвачев и др., 1963; Алексеев, 1963б). Однако данных о спектральном составе света в лесу все еще недостаточно для вычисления этих поправок. В частности, нет точных данных об изменении состава света в зависимости от структуры древостоя и его сомкнутости.

В связи с вышеизложенным были намечены следующие основные задачи нашего исследования: а) изучение спектрального состава света под пологом леса в зависимости от сомкнутости крон, состава древостоя и сезонных изменений в состоянии фотосинтетического аппарата; б) изучение количества света и его распределения под пологом леса в зависимости от характера падающей радиации (наличия прямой радиации и высоты солнца), сомкнутости крон и состава древостоя. Исследования количества света велись сопряженно с изучением световых кривых фотосинтеза подроста (раздел работ по фотосинтезу осуществляла И. С. Малкина).

Методика и объекты исследования

Измерение интенсивности видимой радиации проводилось селеновым фотоэлементом Ф-102 от люксметра Ю-16 с тремя сменными широкополосными светофильтрами из оптического стекла: СЗО-8÷СС-5 (пропускание в пределах 400—500 ммк, максимум 440), ЖЗС-1 (пропускание 500—590 ммк, максимум 550 ммк) и КС-10÷СЗС-10 (600—700 ммк, максимум 620 ммк). В дальнейшем области спектра, выделяемые этими светофильтрами, обозначаются в статье как синий, зеленый и красный свет. Эти области соответствуют максимумам (красный и синий свет) и минимуму (зеленый свет) поглощения света листом и близки к рекомендованным на рабочем совещании по вопросам измерения оптического излучения для целей агрометеорологии, физиологии и экологии растений (Ничипорович, 1960). Фотоэлемент со светофильтрами был откалиброван во Всесоюзном научно-исследовательском институте светотехники (ВНИСИ) В. С. Хазановым и Д. М. Шишовым под лампой накаливания с дневным светофильтром в энергетических единицах. При такой калибровке и разделении всего видимого спектра на три части, соответствующие максимуму и минимуму пропускания листом растения, селективная чувствительность фотоэлемента в разных областях спектра была учтена и, следовательно, ошибка за счет изменения спектрального состава света в очень значительной степени уменьшалась.

Суммарное количество радиации из трех спектральных областей составляло энергию радиации всей видимой области спектра. По принятому в настоящее время обозначению она соответствует фотосинтетически активной радиации (ФАР). Поэтому в дальнейшем, говоря о полученных нами данных, мы употребляем термины «ФАР» и «свет» как синонимы.

Измерения проводились одновременно в лесу и на открытом месте, на высоте 60 см от поверхности земли при горизонтальном положении прибора, как правило, в малооблачные и безоблачные дни при открытом диске солнца. Для выделения компоненты рассеянного света датчик прибора экранировался черным кружком (затенителем). Отсчеты показаний прибора проводились попарно — с затенителем и без него.

При расчетах интенсивности света в показания вносилась угловая поправка, поскольку показания прибора не подчиняются закону косинуса. Поправки были экспериментально определены В. С. Хазановым и Д. М. Шишовым.

Особое внимание было обращено на стабильность чувствительности фотоэлемента во времени, поскольку возможно быстрое старение селеновых фотоэлементов и потеря ими чувствительности в первую очередь при высоких освещенностях.

Поверка приборов производилась во ВНИСИ перед началом и после окончания каждого вегетационного периода, а в промежутках — каждые 7—10 дней — поверка производилась нами по лампе с регулируемым накалом. В случае значительных отклонений от первоначальной градуировки прибор перекалибровывали или заменяли новым. Поправка на температуру не учитывалась, так как, согласно нашей экспериментальной проверке, ошибка за счет изменения температур при измерениях не превышала 3%.

Наблюдения в лесу проводились на пробных площадях [1] размером в несколько десятых га, в постоянных точках, расположенных по прямой линии на расстоянии 1 м друг от друга (табл. 1). В зависимости от задач исследования на каждой пробной площади было выделено от 20 до 100 точек. Измерения радиации по каждой точке брались ежечасно. Как показала статистическая обработка материала, среднее арифметическое при таком количестве точек можно было определить с точностью от 5 до 10% от измеряемой величины.

Для сравнения пропускания света пологом различных древостоев важно знать, какая часть света профильтрована через кроны деревьев и какая часть представляет радиацию неба и солнца, проникшую сквозь отверстия в пологе. Для учета просветов между кронами и внутри самих крон мы фотографировали полог широкоугольным объективом, направленным вверх. На каждой пробной площади делали от 7 до 10 снимков. Площадь, захватываемая одним кадром фотоснимка при высоте древостоя около 25 метров, равнялась приблизительно 80 м² и включала кроны нескольких больших деревьев. С негативов получали контрастные отпечатки (силуэты). На них с помощью палетки подсчитывали относительную площадь просветов.

Подобный метод был применен Г. Броуном (Brown, 1958), а также Г. Эвансом и Д. Кумбом (Evans a. Coombe, 1959). Чтобы данные об относительной площади просветов в пологе легко было сравнивать с сомкнутостью крон древостоев, которая хорошо поддается глазомерной оценке, мы отдельно подсчитали относительную площадь просветов внутри самих крон (коэффициент сквозистости) для разных пород. Зная этот коэффициент, легко можно рассчитать площадь просветов в пологе для различной сомкнутости крон разных пород по формуле:

$$П = (1 - B + K \cdot B) \cdot 100,$$

где П — площадь просветов в пологе (в процентах), B — сомкнутость крон, K — коэффициент сквозистости для данной породы.

Формула выведена на основании следующего: площадь просветов между кронами равна $1-B$; площадь просветов внутри крон — $K \cdot B$; общая относительная площадь просветов, выраженная в долях единицы, равна сумме этих двух величин. Для перевода этого показателя в проценты полученную величину умножаем на 100.

Данные о сквозистости крон приведены в табл. 2. Как видно из таблицы, сквозистость крон увеличивается с возрастом, что косвенно свидетельствует об увеличении степени светолюбия. К сожалению, не выяснена зависимость коэффициента сквозистости от классов возраста, бонитета, густоты древостоев и некоторых других показателей. Отсюда полученные данные имеют лишь ограниченное приложение — именно к тем участкам леса, в которых они получены. Расчеты на основании этих коэффициентов для других древостоев могут быть лишь ориентировочными.

Метод фотографирования крон и подсчета относительной площади отверстий оказался незаменимым при изучении сезонной динамики пропускания света древостоями, так как позволял объективно фиксировать состояние листвы в дни измерений света и сезонную динамику сквозистости крон.

Для установления связи между спектральным составом света под пологом леса и изменением оптических свойств листьев в течение вегетационного периода периодически (в трехкратной повторности) брались пробы и анализировалось количество пигментов пластид. Материал фиксировался по методу Шестака (Šesták, 1959), экстинкцию определяли на СФ-4, для расчета количества пигментов пользовались формулами Веттштейна (Wettstein, 1957).

[1] Описание пробных площадей было сделано лесоводами и геоботаниками И. Н. Елагиным (1954), С. А. Никитиным (1961), а также Л. П. Рысиным и С. Ф. Курнаевым, Чжан-Ши-Цзюем и Е. И. Бусаровой (неопубликованные данные, любезно предоставленные авторами, см. табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Характеристика пробных площадей

Коренной тип леса	Производный тип леса	Состав древостоя и подлеска	Возраст (лет)	Сомкнутость крон	Высота (в м)	Процент просветов в пологе	Состав живого напочвенного покрова
Серебрянoборское лесничество, Московская область							
Сосняк дубняково-лещиновый.	Сосняк вейниково-бруснично-черничный.	10С, подлесок – рябина.	100—110 лет	0.5 (0.3—0.7) подлесок 0.1	26—28	55—85	Черника, брусника, вейник, овсяница, ожика. Покрытие 90—95%.
Сосняк лещиновый с липой	То же.	10С, подлесок – рябина.	100—110 лет	0.5 (0.2—0.7) подлесок 0.1	24—26	50—85	Черника, брусника, вейник, ландыш, ожика, овсяница, душистый колосок. Покрытие 80—90%.
Сосняк дубняково-лещиновый.	» »	1 яр.—8С2Б 2 яр.—8Д2Б, подлесок — лещина.	100 50—60	0.6 0.5	27 14—15	15	Черника, ландыш. Покрытие 65%.
То же.	» »	1 яр.—8С2Б, 2 яр.—8Д2Б, подлесок — удален.	100 50—60	0.6	22 14—15	30	То же.
Сосняк бруснично-черничный.	Культуры сосны.	10С	25	0.5 –1.0	11—13	30–75	Всходы и поросль кустарников. Покрытие 40%.
Сосняк с липой, во 2-м ярусе — вейниково-черничный.	Березняк душистоколосковый.	9Б1С	50—60	0.6 –0.7	20	65	Душистый колосок, полевица, овсяница, щучка, мятлик. Покрытие 90%.
Липо-дубняк кленово-лещинный волосистоосоковый.	То же.	1 яр.—9Д1Л, 2 яр.—3Д3Кл. 3Л 1 Ос, подлесок—лещина.	70—80 60—70	0.7 –0.8	20—22 10—12 3—4.5	15	Осока волосистая, медуница, зеленчук. Покрытие 65%.
Теллермановское лесничество, Воронежская область							
Дубняк с ясенем снытево-осоковый.	Ясенник дубняково-осоковый, снытевый.	1 яр.- 7Я1Д, 0.6Кл. о. 0.6Ил. 0.5К п. 0.3Л 2 яр.—6Ил. 3К. п. 1 проч. подлесок — лещина, бересклет.	40—45	0.9	14	10	Осока волосистая сныть, ясменник. Общее покрытие 50—60%.

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Коренной тип леса	Производный тип леса	Состав древостоя и подлеска	Возраст (лет)	Сомкнутость крон	Высота (в м)	Процент просветов в пологе	Состав живого напочвенного покрова
То же.	То же.	1 яр.—4Я4Л1Д 1К. о. 2 яр.—8Я 1Кл. о 1Ил. ед. пр. подлесок—лещина и бересклет.	60—70	0.7—0.8	19	15	Осока волосистая, копытень. Общее покрытие 80%.
Дубняк с ясенем снытево-осоковый.	—	1 яр.—7Д 3Я 2 яр.—4Л 5К. о. 1Ил. ед. Кл. п. 3 яр.—6Кл. п. 2Ил. 1Л 1К. о. + Я подлесок—лещина, бересклет.	220 100—120 40	0.8—0.9	30 20—22 7—8	10	Сныть, осока, ясменник. Общее покрытие 70—80%.
Дубняк ясеневый снытево-осоковый.	—	1 яр.—6Д 4Я ед. Ос 2 яр.—6Л 1Кл. о. 1Я 1Д 1 Кл. п. ед. Ил. 3 яр.—7Кл. п. 1Кл. о. 2Ил.	70	0.9	22 17 8	10	Сныть, осока. Общее покрытие 70—80%.
Дубняк снытево-осоковый.	—	1 яр.—10Д ед. Кл. о. ед. Кл. п. Л и Ил. Подлесок—лещина, бересклет.	30	0.8	12	15	Сныть, осока. Общее покрытие 80—90%.
Дубняк ясеневo-снытево-осоковый.	Ясенник дубняково-снытевый.	9Яс1Кл. + Кл. о. Подлесок—лещина, клен полевой.	42	0.6		10	Сныть. Общее покрытие 70%.
То же.		1 яр.—8Д 2Я ед. Бер. ед. Ос 2 яр.—3Я 3Л 1Кл. о. 1Д 2Кл. п. ед. И 3 яр.—9 Кл. о. 1Л ед. Д ед. Я.	50	0.9	20	10	Сныть, осока. Общее покрытие 80%.

Результаты исследований

а) Спектральный состав света под пологом леса. Можно было ожидать, что наиболее сильные изменения спектрального состава излучения под пологом лиственных древостоев должны наблюдаться в течение вегетационного периода и будут отражать как изменение оптических свойств листьев и сквозистости полога, так и сезонные изменения высоты солнца над горизонтом.

ТАБЛИЦА 2

Коэффициент сквозистости (в долях единицы) крон разных древесных пород

Порода	Возраст (лет)		
	5—10	25—35	70—100
Сосна	—	0.25	0.32
Береза	—	0.38	0.48
Осина	0.30	0.46	—
Дуб	0.05	0.11	0.13
Липа	—	0.09	0.06
Клен остролистный	0.04	0.07	0.07

Сезонный ход спектрального состава видимой радиации под пологом изучался нами в дубняке снытево-осоковом (пробная площадь № 12). Измерения проводились в околополуденные часы; в день наблюдений брались пробы на пигменты. Динамика площади листьев была рассчитана на основании фотографий полога, сделанных в сроки наблюдений свето-

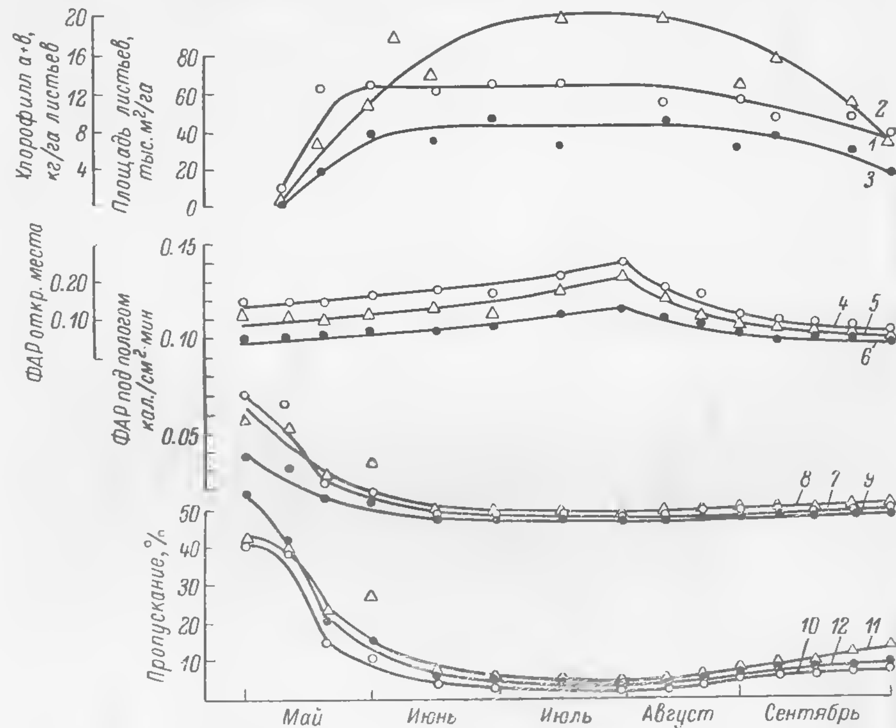


Рис. 1. Сезонный ход количества видимой радиации на открытом месте и под пологом дубняка снытево-осокового (пробная площадь № 12), 1963 г.

1 — площадь листьев в тыс. м²/га; *2* — содержание хлорофиллов $a+b$ в кг/га площади листьев; *3* — содержание каротиноидов в кг/га площади листьев; *4*, *5*, *6* — видимая радиация на открытом месте; *7*, *8*, *9* — радиация под пологом леса; *10*, *11*, *12* — пропускание суммарной радиации в процентах от открытого места. *4*, *7*, *10* — синие лучи; *5*, *8*, *11* — зеленые лучи; *6*, *9*, *12* — красные лучи.

вого режима и данных о площади листьев при полном развитии листвы, полученных в предыдущие годы на этой же пробной площади другими авторами (Зворыкина и Полякова, — цит. по: Полякова, 1955). Использование этих данных мы считали правомерным, поскольку после смыкания крон в древостоях масса и площадь листвы в них мало изменяются по годам. Более того, даже в древостоях различного состава масса и площадь листвы очень близки и составляют, как правило, около 50 тыс. м²/га (8 тонн). Полученные данные показаны на рис. 1.

В момент, когда полог леса еще не облиствен, пропускание лучей всего видимого спектра сравнительно велико — до 60%. Преобладает пропускание красных лучей, затем идут зеленые, затем синие. По мере облиствения деревьев изменяется количество пропущенных лучей и их соотношение. Примерно к 17—20 мая под пологом устанавливается «зеленая тень», которая сохраняется до конца сентября. Уменьшение

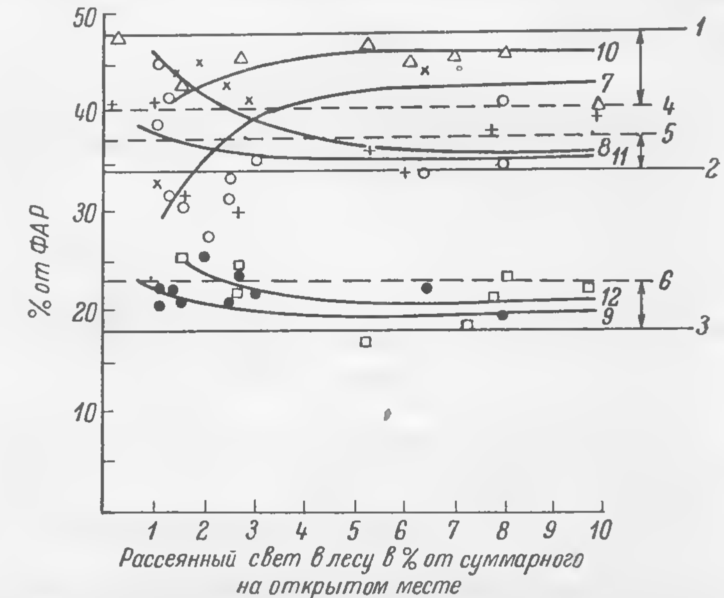


Рис. 2. Спектральный состав рассенного света под пологом соснков и лиственных древостоев в зависимости от степени ослабления света лесом.

1, *2*, *3* — спектральный состав суммарного света на открытом месте; *4*, *5*, *6* — то же для рассеянного света; *7*, *8*, *9* — спектральный состав рассеянного света под пологом лиственных древостоев; *10*, *11*, *12* — то же под пологом сосняков. *4*, *7*, *10* — синие лучи; *5*, *8*, *11* — зеленые лучи; *9*, *12* — красные лучи.

пропускания наблюдается до конца июля: до 10—15 июля в связи с увеличением площади листьев и накоплением пигментов, а позднее только в связи с накоплением пигментов, главным образом хлорофиллов a и b.

Осенью, после разрушения хлорофилла и появления осенней окраски листвы, свет снова «краснеет». Приведенные данные показывают, что в сезонных изменениях спектрального состава света под пологом леса изменение площади листвы и количества пигментов играет главную роль, тогда как изменения интенсивности и состава падающей солнечной радиации — второстепенную. Для того чтобы оценить особенности светового режима растений нижних ярусов леса, а также для внесения поправки в измерения, сделанные селективными приемниками после достижения листьями полного развития под пологом леса, необходимо знать, как меняется спектральный состав света при различной степени ослабления его пологом леса. Результаты измерений состава света, сделанные на всех наших пробных площадях при высоте солнца около 45°, мы изобразили на графике, в котором по оси абсцисс отложен процент пропускания рассеянного видимого света, а по оси ординат — количество красных, зеленых, синих лучей в процентах от общего количества света под пологом (суммы трех спектральных областей). Как видно из рис. 2, наиболее изменен спектральный состав рассеянного света под

пологом лиственных пород при сильном ослаблении света (пропускание менее 4%). По сравнению с рассеянным светом на открытом месте в теневых участках леса сильно преобладают зеленые лучи, немного больше

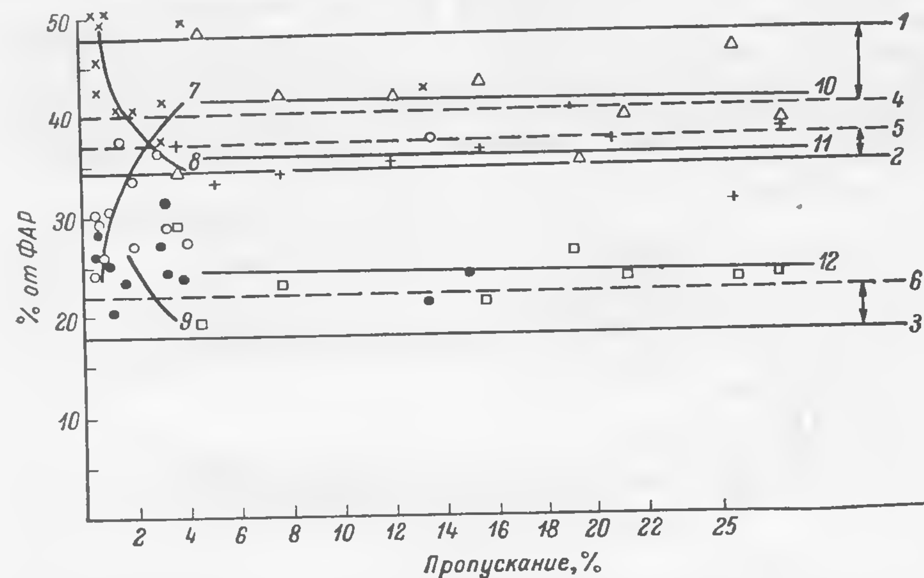


Рис. 3. Спектральный состав суммарного света под пологом сосняков и лиственных древостоев в зависимости от степени ослабления света лесом (суммарный свет в лесу в процентах к суммарному свету на открытом месте).

7, 8, 9 — спектральный состав света под пологом лиственных древостоев; *10, 11, 12* — состав суммарного света под пологом сосняков. Остальные обозначения те же, что на рис. 2.

красных и значительно меньше синих. С увеличением процента пропускания эти различия сглаживаются и при пропускании под полог свыше 4% от рассеянного света на открытом месте разница становится несущественной.

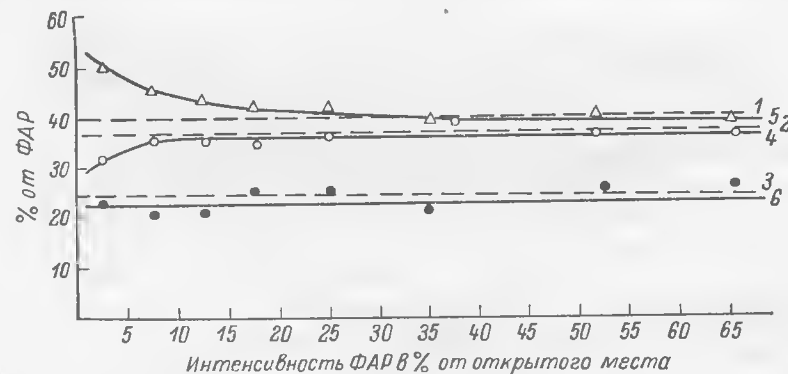


Рис. 4. Спектральный состав света в дубняке снытево-осоковом (пр. пл. № 12) в отдельных точках с разной интенсивностью освещения (каждая точка — среднее из 20—30 измерений).

1, 2, 3 — спектральный состав света на открытом месте; *4, 5, 6* — то же под пологом леса. *1, 4* — синие лучи; *2, 5* — зеленые лучи; *3, 6* — красные лучи.

Изменения спектрального состава суммарной радиации под пологом лиственных насаждений аналогичны изменениям состава рассеянной радиации, но выражены слабее (рис. 3). Те же закономерности свойственны и отдельным точкам под пологом леса: чем ярче освещена данная точка, тем меньше изменен спектральный состав света в ней по отношению к открытому месту (рис. 4). Значительно менее, чем у листвен-



Рис. 5. Карта распределения ФАР под пологом сосняка со средней сомкнутостью 0.5 (пр. пл. № 1) в течение дня по прямой длиною 60 м.

Хроноизолюксы: *1* — 0.4—0.8 тыс. лк (2.1—4.2 · 10^{-3} кал/см^2 · мин.); *2* — 0.8—1.6 тыс. лк; *3* — 1.6—3.2 тыс. лк; *4* — 3.2—6.8 тыс. лк; *5* — 6.8—12.5 тыс. лк; *6* — 12.5—25.0 тыс. лк; *7* — 25.0—50.0 тыс. лк; *8* — больше 50.0 тыс. лк.

ных насаждений, меняется спектральный состав радиации под пологом сосняков.

Таким образом, можно сделать вывод о том, что состав видимой области солнечной радиации при прохождении сквозь полог древостоя изменяется меньше, чем можно было бы думать. Это дает основание применять для измерения видимого излучения в лесу селективные приемники. При измерении люксметром, откалиброванным по рассеянному свету, ошибка, получаемая за счет некоторого обогащения света под пологом зелеными лучами, по приблизительным расчетам, не должна превышать 10%.

Из всего сказанного выше можно сделать вывод, что мнение целого ряда исследователей об обеднении солнечной радиации физиологически активными лучами после прохождения сквозь полог растительности справедливо не столько для видимой области спектра, сколько для интегральной радиации, измеряемой термоэлектрическими приемниками, поскольку видимые лучи поглощаются листвой сильнее, чем инфракрасные. Это позволяет перейти к рассмотрению пропускания ФАР пологом леса вне зависимости от спектрального состава света.

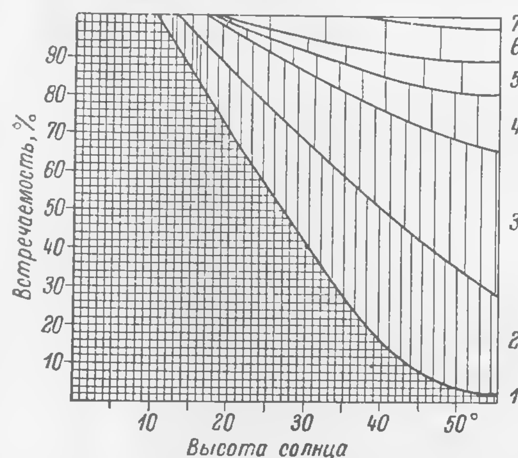


Рис. 6. Распределение пропускания прямого света в зависимости от высоты солнца (пр. пл. № 1).

1 — прямой свет отсутствует; *2* — интенсивность прямого света от 0 до 20% от прямого света на открытом месте; *3* — 20—40% от открытого места; *4* — 40—60%; *5* — 60—80%; *6* — 80—100%; *7* — больше 100%.

б) Количество ФАР под пологом леса. На рис. 5 дана карта распределения света в течение дня на линии длиной 60 м в чистом одноярусном сосняке со средней сомкнутостью 0.5 (пробная площадь № 1).

Как видно на карте, утром и вечером все точки пространства под пологом освещены почти одинаково только рассеянным светом. В околополуденные часы под полог начинают проникать прямые луча солнца, создающие большую неравномерность освещения. На рис. 6 данные, которые приведены на карте, изображены иначе: взяты измерения, относящиеся к близким высотам солнца (в пределах 5°), и разбиты на классы. Отдельно выделены случаи, где прямой свет отсутствовал, и случаи, где интенсивность прямого света была в той или иной степени ослаблена по сравнению с открытым местом. Процент встречаемости измерений с разной интенсивностью прямого света соответствовал относительной площади участков с таким освещением. При низких высотах солнца прямой свет отсутствует; проникание его под полог изучаемого древостоя начинается при высоте солнца около 13°, причем в это время интенсивность света в бликах составляет всего 0—20% от интенсивности прямого света на открытом месте. С поднятием солнца над горизонтом площадь, занятая бликами, увеличивается; одновременно возрастает и процент пропускания прямого света, появляются блики с интенсивностью прямого света в 20—40% от открытого места, а затем и выше. В полдень на большом количестве точек интенсивность прямого света почти приближается к интенсивности света в открытом месте. Встречается даже небольшой процент случаев, когда интенсивность прямого света в бликах выше, чем на открытом месте. По-видимому, при определенных углах падения солнечных лучей и расположения плоскостей рассеивания хвои или листвы свет может концентрироваться в некоторых участках (Белл, 1956б).

Отмеченные закономерности распределения прямого света под пологом леса в зависимости от высоты солнца подтвердились и на других пробных площадях, сильно отличающихся как по сомкнутости, так и по составу древесных пород. Различия в распределении света между разными площадями были лишь количественными. Зная процент просветов в кронах, можно вычислить вероятность появления бликов различной интенсивности в разные часы дня для той или иной даты, в случае ясной погоды.

Среднее пропускание ФАР сквозь полог леса в зависимости от высоты солнца представлено на рис. 7. Процент рассеянного света с увеличением высоты солнца по отношению к суммарному количеству света на открытом месте слегка возрастает. Пропускание же суммарного света под полог с увеличением высоты солнца возрастает очень значительно. Кривые пропускания суммарного и рассеянного света при высоте солнца менее 10° совпадают, при более высоком стоянии солнца резко расходятся. Это объясняется, как уже указывалось выше, возрастанием площади, занятой бликами, и увеличением интенсивности ФАР в бликах.

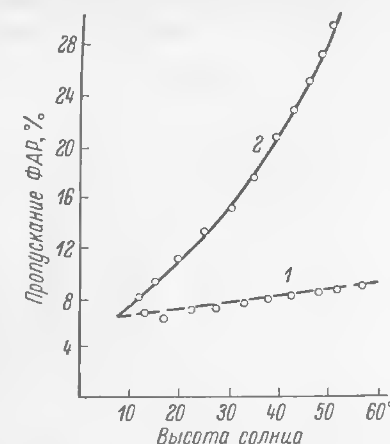


Рис. 7. Пропускание ФАР в зависимости от высоты солнца (пр. пл. 1).

1 — рассеянный свет; *2* — прямой свет.

Остановимся теперь на пропускании света лесом в зависимости от процента просветов в пологе (рис. 8). Все данные, относящиеся к различным полновозрастным древостоям, как лиственным, так и хвойным, при высоте солнца около 45°, хорошо укладываются в единые кривые как для рассеянного, так и для суммарного света. Это свидетельствует о том, что пропускание ФАР в гораздо большей степени зависит от площади просветов в кронах, чем от оптических свойств листьев и хвои или других особенностей древостоев (форма и густота крон, оптические свойства коры и т. п.). Для молодых древостоев процент пропускания суммарной ФАР ниже, чем более старых. Это согласуется с данными, полученными В. А. Алексеевым (1963б). На рис. 8 обращает на себя внимание также то, что при увеличении площади просветов в пологе процент пропускания света, особенно рассеянного, возрастает сначала медленно, и лишь при большом количестве просветов (около 85%) кривая круто идет вверх. Указанный характер кривой изменений объясняется, по-видимому, тем, что верхний полог, даже при сравнительно малой сомкнутости его, благодаря многократному рассеиванию света листвой достаточно интенсивно поглощает свет и использует его затем на физиологические процессы. Можно ожидать, что при низком стоянии солнца эта особенность будет выражена более сильно, а при высоком, близком к 90°, — очень слабо.

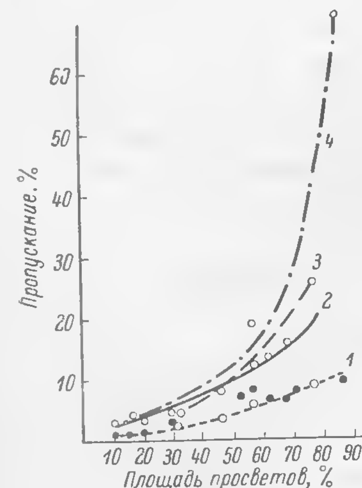


Рис. 8. Пропускание ФАР при 45° в зависимости от площади просветов в пологе.

1 — рассеянный свет; *2* — суммарный свет для лиственных древостоев (пр. пл. 6—12); *3* — суммарный свет для культур сосны (пр. пл. 5); *4* — суммарный свет для спелых сосняков (пр. пл. 1—4).

На основании полученных данных пропускания ФАР под полог леса и количества ее на открытом месте мы вычислили дневной ход интенсивности суммарного и рассеянного света и, наконец, вероятность появления тех или иных интенсивностей света в ясные дни в период с 15 VI

по 1 VII под пологом дубняков разной сомкнутости. Для пасмурной погоды расчет проще, так как свет по площади распределяется почти равномерно и процент пропускания не зависит от высоты солнца (Алексеев, 1963а, 1963б). Результаты вычислений представлены на рис. 9, *а* и *б* в табл. 3. Для удобства сравнения со световыми кривыми фотосинтеза

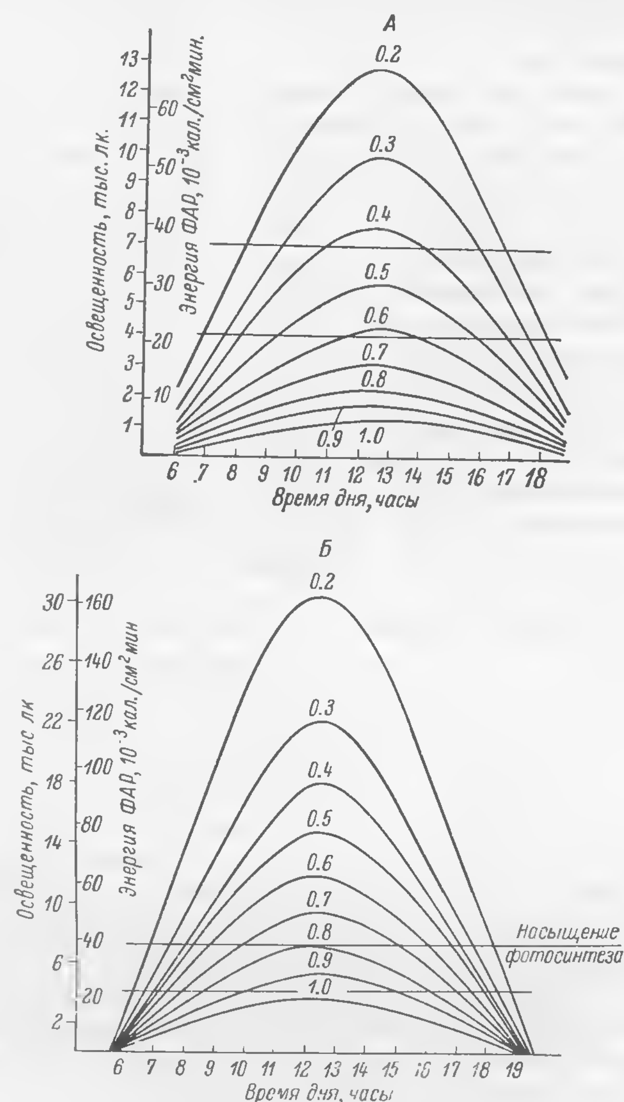


Рис. 9. Интенсивность ФАР в дубняках с разной сомкнутостью крон.

А — рассеянный свет; Б — суммарный свет. *Цифры над кривыми* — сомкнутость крон; *горизонтальные линии* ограничивают зону светового насыщения фотосинтеза подроста дуба.

подроста полученные данные переведены в единицы освещенности — люксы, согласно коэффициенту, приводимому в литературе (Клешнин, 1954; Рвачев и др., 1963). Сравнивая освещенность рассеянным светом в дубняках разной сомкнутости с величиной освещенности при световом насыщении фотосинтеза, можно видеть, что для дуба последняя величина соответствует освещенности рассеянным светом в полуденные часы при сомкнутости около 0.5.

Распределение света различной интенсивности при этой сомкнутости создает благоприятные условия для фотосинтеза в течение большей части дня почти на всей площади леса.

ТАБЛИЦА 3

Распределение ФАР (в процентах от всей площади) в разные часы дня в середине лета (15 VI—1 VII) под пологом дубняков разной сомкнутости

Высота солнца	Часы дня	Освещенность (в тыс. лк): сомкнутость 0.5, при освещенности (в тыс. лк): до 0.5	0.5—1.0	2.0—4.0	4.0—7.0	выше 7.0	сомкнутость 0.8, при освещенности (в тыс. лк): до 0.5	0.5—1.0	1.0—4.0	4.0—7.0	выше 7.0
12.5°	6.00	3	77	20	—	—	90	10	—	—	—
17.5	6.20	—	50	50	—	—	78	28	—	—	—
22.5	7.00	—	37	67	—	—	10	65	25	—	—
27.5	7.30	—	20	24	52	4	—	25	75	—	—
32.5	8.00	—	—	38	52	10	—	10	90	—	—
37.5	8.35	—	—	32	25	43	—	3	97	—	—
42.5	9.15	—	—	20	20	60	—	—	100	—	—
47.5	10.00	—	—	10	15	75	—	—	100	—	—
52.5	11.10	—	—	3	8	89	—	—	90	10	—
57.5	12.30	—	—	—	6	94	—	—	80	10	10
Среднее . .	—	0	10	21.5	18.5		8.5	13	74	3	1

Как видно из данных табл. 3, начиная с 7 ч. 30 м. более половины площади под пологом дубняка с сомкнутостью 0.5 освещено светом, наиболее благоприятным для фотосинтеза подроста дуба (от 4 до 7 тыс. люкс). В околополуденные часы, в 11—14 час., на всей площади создается световой режим, обеспечивающий максимальнуюи нтенсивность фотосинтеза. Во вторую половину дня (в таблице данные не представлены) световые условия изменяются по кривым, симметричным кривым для первой половины дня. При сомкнутости верхнего полога, равной 0.8, световые условия на большей части площади, напротив, обеспечивают лишь слабый фотосинтез подроста.

Благодаря улучшению световых условий среднедневная интенсивность фотосинтеза подроста, по расчетам И. С. Малкиной и А. М. Якшиной, при переходе от сомкнутости 0.8 к 0.5—0.6 возрастает с 2.8 мг/час до 3.3 мг/час, или на 20%. Это, казалось бы, не очень большое увеличение интенсивности фотосинтеза приводит к очень значительному улучшению состояния подроста, так как к прямому действию света на фотосинтез присоединяется его формативное действие, вызывающее сильное увеличение листовой поверхности. По-видимому, это формативное воздействие обусловлено изменением соотношения красных и далеких красных (или ближних инфракрасных) лучей под пологом леса по сравнению с открытым местом (Mohr, 1963 г.). Возрастание листовой поверхности в свою очередь ведет к увеличению общего количества синтезированного сеянцами органического вещества. Как показали исследования А. М. Якшиной, значительное улучшение состояния подроста дуба происходит при световых условиях, наиболее благоприятных для фотосинтеза, т. е. при сомкнутости крон верхнего полога 0.5. Подобные закономерности были отмечены также для подроста сосны под пологом чистых 110-летних сосняков (пробные площади №№ 1 и 2) в исследованиях, проведенных нами совместно с Л. П. Рысиным. Насыщающие интенсивности света для фотосинтеза подроста сосны под пологом леса, по данным Л. Н. Соколовой (1964), лежат в пределах около 9 тыс. люкс. Они наблюдаются в полуденные часы при сомкнутости сосняков около 0.4, и именно при такой сомкнутости наблюдается хороший рост соснового подроста.

Таким образом, совместное исследование светового режима под пологом леса и световых кривых фотосинтеза подроста позволяет наметить тот режим освещенности и ту сомкнутость крон верхнего яруса, при

которой обеспечивается возобновление леса. Следует лишь подчеркнуть, что все это справедливо лишь в том случае, когда свет является основным фактором, лимитирующим рост подроста, а остальные условия, например водный режим и почвенное питание, более или менее благоприятны. Возможных изменений других компонентов фитоценоза после осветления (например, разрастание травяного покрова), которые могут неблагоприятно сказаться на росте подроста, мы в данной статье не касаемся.

Выводы

1. Под пологом лиственных древостоев количество и спектральный состав света закономерно меняются в течение вегетационного периода: летом преобладает пропускание зеленых лучей, а весной и осенью — красных. Эти изменения коррелируют с изменением площади листвы и количества пигментов, главным образом хлорофиллов.

2. Изменения в спектральном составе света под пологом леса (увеличение доли зеленых лучей) могут вызвать завышение результатов при измерении селеновым фотоэлементом максимум на 10%. Изменения состава света несущественны, если общее пропускание света пологом превышает 4%.

3. Общее пропускание ФАР закономерно возрастает с увеличением высоты стояния солнца. Особенно сильно увеличивается пропускание прямого света за счет увеличения площади бликов и интенсивности света в них. Увеличение пропускания рассеянного света с высотой солнца сравнительно невелико.

4. Пропускание ФАР обнаруживает тесную зависимость от площади просветов в пологе леса. При увеличении площади просветов пропускание ФАР возрастает сначала очень медленно, а при площади просветов более 80% кривая пропускания круто идет вверх.

5. Сопоставление светового режима под пологом дубняков разной сомкнутости со световыми кривыми фотосинтеза подроста дуба позволяет сделать заключение, что увеличение численности жизнедеятельного подроста возможно при сомкнутости крон верхнего яруса меньше 0.5—0.6. При большей сомкнутости подрост сильно страдает от недостатка света.

ЛИТЕРАТУРА

А л е к с е е в В. А. (1963а). Некоторые вопросы оптических свойств леса. Проблемы экологии и физиологии лесных растений. Сб., посвящ. памяти Л. А. Иванова. — А л е к с е е в В. А. (1963б). К методике измерения освещенности под пологом леса. Физиолог. раст., 10, 2. — А л е к с е е в В. А. (1964). Оптические свойства и продуктивность некоторых древостоев Северо-Запада европейской части СССР. Автореферат. Л. — Б е л л Л. Н. (1955). Фотоэлектрический прибор для измерения физиологически активной радиации. Тр. Инст. физиолог. раст., 10. — Б е л л Л. Н. (1956а). Об использовании люксметров и селеновых фотоэлементов для измерения физиологической радиации. Физиолог. раст., 3, 2. — Б е л л Л. Н. (1956б). Сходство в распространении света и электронов через рассеивающие среды. Биофизика, 1, 7. — Г у л я е в Б. И. (1963). Об измерении фотосинтетически активной радиации. Физиолог. раст., 10, 3.— Е л а г и н И. Н. и К. В. З в о р ы к и н а. (1954). Древесная и кустарниковая растительность некоторых типов дубового леса. Сообщ. Инст. леса, 2. — Е л а г и н И. Н. и К. В. З в о р ы к и н а. (1961). Влияние рубок ухода в дубовых лесах на сезонное развитие растительности. Сообщения Лаборатории лесоведения, 5. — З в о р ы к и н а К. В., цит. по Н. Ф. Поляковой. (1955). Изменение массы листвы в дубовых древостоях с возрастом и в связи с рубками ухода. Диссерт. на соиск. уч. степ. кандидата биолог. наук. Инст. леса АН СССР, М. — И в а н о в Л. А. (1915). О светолюбии растений с ботанической точки зрения. Сб. лекций, читанных на третьих повторных курсах лесничих в 1914 г. — И в а н о в Л. А. (1932). О закономерностях распределения света в лесных ассоциациях. Бот. журн., 4. — И в а н о в Л. А. (1946). Свет и влага в жизни наших древесных пород. Тимирязевское чтение. — И в а н о в Л. А. (1954). О применении выцветания хлорофилла для измерения физиологической радиации в экологических исследованиях. Физиолог. раст., 1, 2. — К л е ш н и н А. Ф. (1954). Растение и свет. — К л е ш н и н А. Ф. (1955). К вопросу о значении спектрального состава физиологической радиации для роста и развития растений. Тр. Инст. физиолог. раст., 10. — Н и к и т и н С. А. (1961). Типы леса Серебряноборского опытного лесничества. Тр. Лаборатории лесоведения, 2.— Н и ч и п о р о в и ч А. А. (1960). Рабочее совещание по вопросам оптического изучения для целей агрометеорологии, физиологии и экологии растений. Физиолог. раст., 7, 6. — П о з д н я к о в Л. К. (1953). О световом режиме под пологом лиственничного леса. ДАН СССР, 90, 5. — Р в а ч е в В. П., В. Ф. Б е р д н и к о в и В. И. В а щ е н к о. (1963). Физические обоснования измерений энергии фотосинтетически активной радиации селективными приемниками. Физиолог. раст., 10, 5. — С о к о л о в а Л. Н. (1964). Состояние и фотосинтез соснового подроста под пологом спелых сосняков. Лесн. хоз., 8. — Ю р и н а Е. В. и Д. Г. Ж м у р. (1962). Измерение физиологической радиации в насаждениях различной полноты и состава. В сб.: Физиология древесных растений. К 90-летию Л. А. Иванова. — A s h t o n P. S. (1958). Light intensity measurements in rain forest near Santarem. Brazil. Journ. of Ecology, 46, 1. — A t k i n s, W. R. G., H. H. P o o l e a. F. A. S t a n b u r y. (1937). The measurement of the intensity and the colour of the light in woods by meanszby of emission and rectifier to photoelectric cells. Proc. Roy. Soc., B, 1. — B r o w n G. S. (1958). Light in the forest. Empore Forestry review, 37, 9. — B u r n s G. R. (1937). Цит. по: Д. Китредж, 1951. Влияние леса на климат, почвы и водный режим. C o o m b e D. E. (1957). The spectral composition of shade light in woodlands. The Journ. of Ecology, 45, 3. — E g l e K. (1937). Zur Kenntniss des Lichtfeldes der Pflanze und der Blattfarbstoffe. Planta, 26. — E v a n s G. C. (1956). An area survey method of investigating the distribution of light intensity in woodlands with particular reference to sunflecks. Journ. of Ecology, 44, 2. — E v a n s G. C. a. D. E. C o o m b e. (1959). Hemispherical in woodland canopy photography and the light climate. Journ. of Ecology, 47, 1.— J a c k s o n L. W. R. a. R. G. H a r p e r. (1955). Relation of light intensity to basal area of shortleaf pine stands in Georgia. Ecology, 36, 1. — R o u s s e l L. (1953). La lumiere et la forêt. Rev. Forest. Franc., 5, 4. — Š e s t a k Z. (1959). A method of storage of leaf samples for chlorophyl analisis. Biologia plantarum (Praha), 1, 4. — S e y b o l d A. (1936). Ü ber den Lichtfaktor photophysiologischer Prozesse. Jahrbücher wiss. Botanik, 82, 5. — W e t t s t e i n D. von. (1957). Chlorophyl-Letale und der submikroskopische Formwechsel der Plastiden. Experimental cell research, 12. — W h i t m o r e T. C. a. Y. K. W o n g. (1959). Patterns of sunfleck and shade in tropical rain forest. Malayan Forester, 22, 1.

Лаборатория лесоведения
Академии наук СССР,
с. Успенское Московской области.

THE QUANTITY AND THE SPECTRAL COMPOSITION OF LIGHT UNDER FOREST CANOPIES OF DIFFERENT DENSITY AND COMPOSITION

By E.A. Akulova, D. G. Zhmur and J. L. Zelniker

SUMMARY

The object of these studies were the quantity of the photosynthetically active radiation and the spectral composition of light in the blue (400—500 mμ), the green (500—590 mμ) and the red (600—700 mμ) zones of the sunlight spectrum in hardwood and pine stands with canopies of different density. It was established that the spectral composition of light under the canopy of a hardwood forest differed by less than 4% from that of an open site so far as the photosynthetically active radiation is concerned. The visible light is but slightly changed by the canopy of a pine forest. The integral radiation of the sun under the forest canopy is more impoverished with respect to the photosynthetically active radiation than with respect to the infrared rays. On the basis of the data on the density and the light permeability of tree crowns forming the forest canopy, the value of penetration of the photosynthetically active radiation can be calculated, both the average value and frequency of different values of penetration. The maximum density, permitting the secure growth of young trees, can be also estimated.

УДК 576.8.094.83 : 582.26

Д. Ф. Проценко, Л. А. Сиренко, Т. Л. Богданова и А. П. Батрак

ПИГМЕНТНЫЕ СИСТЕМЫ КУЛЬТУРАЛЬНЫХ ФОРМ СИНЕЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

С 3 рисунками

(Получено 14 VI 1963)

D. F. PROTZENKO, L. A. SIRENKO, T. L. BOGDANOVA AND A. P. BATRAK. PIGMENT SYSTEMS OF CULTURAL FORMS OF CYANOPHYCEAE

Синезеленые водоросли в пресноводных водоемах, особенно во время «цветения», за короткий период способны создавать значительную биомассу, которая может во много раз превышать биомассу всех других групп водорослей вместе взятых. Эта способность *Cyanophyceae* относится к числу исключительно интересных биологических явлений, природа, причины и механизм возникновения которых недостаточно выяснены. Поэтому в практике обычо регистрируют «цветение», не имея возможности управлять им с определенной целенаправленностью.

Одной из причин такого положения является очень слабая изученность физиолого-биохимических особенностей метаболизма у этой своеобразной растительной группы, что в свою очередь обусловливается трудностями культивирования этих растений.

В последние годы изучению физиологии, биохимии и токсикологии синезеленых водорослей начинают уделять большое внимание. Об этом свидетельствует появление в отечественной и зарубежной литературе экспериментальных исследований и обзорных работ по синезеленым водорослям. Так, в частности, значительный интерес имеют исследования С. Прата и Ш. Кубина (1956) по изучению фотосинтеза и дыхания у термофильных форм *Cyanophyceae*, работы Фредрика (Fredrick, 1957, 1961), Марре, Альбертарио, Ваккари (Marre, Albertario, Vaccari, 1958), Марре, Серветтац (Marre, Servettaz, 1957) по изучению ферментных систем, исследования Майерса и Краца (Myers, Kratz, 1955), Гудвина (Goodwin, 1957, 1962), Гарнье (Garnier, 1958), Ох'Йоха (Oh Eocha, 1958), Фудзита и Хаттори (Fujita, Hattori, 1960) и др. по изучению пигментных систем, литературные обзоры Барашкова (1961) и Гусева (1961).

Анализ литературных материалов свидетельствует о том, что имеющиеся экспериментальные данные не могут осветить природу физиолого-биохимических особенностей метаболизма у синезеленых водорослей.

Как теоретический, так и практический интерес имеет изучение пигментных систем синезеленых водорослей, отличающихся от других хлорофиллсодержащих растений специфичностью осуществления фотоавтотрофного питания. Из работ этого направления, кроме упомянутых выше, значительный интерес имеют исследования Тишера (Tischer, 1958), который изучал пигментные системы *Oscillatoria anoeta* и установил наличие у нее β-каротина, миксоксантина, зеаксантина, миксоксантофилла и осциллаксантина.

Интересные исследования проведены Марцелле (Marcelle, 1960), который предложил схему молекулярной структуры хроматоплазмы синезеленых водорослей и, в частности, локализации в ней хлорофилла и фикобилиновых пигментов.

Наиболее полными в этом отношении являются исследования Т. В. Гудвина (1962), который даже предложил общую классификацию водорослей на основании изучения каротиноидных пигментов. Однако количество видов синезеленых водорослей, изученных Гудвином, по сравнению с представителями других типов, незначительно, чем и объясняется наличие в его работах многих невыясненных вопросов.

Целью наших исследований было изучение качественного и количественного состава пигментных систем ряда альгологически чистых культуральных форм синезеленых водорослей.[1] Объектами исследования были следующие синезеленые водоросли: *Phormidium uncinatum* (Ag.) Gom., *Ph. autumnale* (Ag.) Gom., *Ph. bijugatum* Kongiss., *Amorphonostoc punctiforme* (Kütz.) Elenk., *Anabaena variabilis* Kütz., *Microcystis muscicola* (Menegh.) Elenk.

Культуры водорослей выращивались на протяжении двух лет в лабораторных условиях на жидких средах Чу 10 и Успенского в 0.5-литровых конических колбах с 250 мл среды при комнатной температуре. Освещение комбинированное — дневной свет и досвечивание лампами ДС-40 (общая интенсивность светового потока равнялась 6000—7000 люксам).

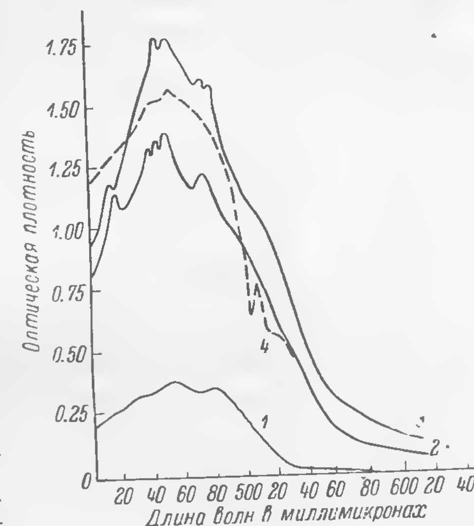


Рис. 1. Спектры поглощения каротиноидов некоторых синезеленых водорослей.

1 — кривая поглощения каротина из *Amorphonostoc punctiforme* (этанол, кривая снята на СФ-2М); *2* — то же, но кривая снята на СФ-4; *3* — кривая поглощения каротина из *Anabaena variabilis* (этанол, СФ-4); *4* — кривая поглощения неидентифицированного пигмента из *A. variabilis* (хлороформ, СФ-4).

Примечание к рис. 1—3. Все кривые сняты на СФ-2М, растворитель — соляная кислота 1 : 1. Для кривых взяты различные концентрации пигментов, чтобы не накладывались одна на другую.

Методика работы

Биомасса синезеленых водорослей 30—40-дневного возраста отфильтровывалась от среды. Навески 0.5—1.5 г сырого вещества растирались с кварцевым песком и экстрагировались ацетоном. Ацетоновые экстракты разделялись на бумажных хроматограммах в различных растворителях. Пятна пигментов экстрагировались из хроматограмм ацетоном, этанолом, бензином, хлороформом. Спектры поглощения пигментов исследовались с помощью спектрофотометров СФ-2М и СФ-4. Использование в работе двух спектрофотометров объясняется тем, что спектрофотометр СФ-2М автоматически вычерчивает кривую поглощения практически только в пределах от 430 до 750 мμ и требует довольно высоких концентраций исследуемых вытяжек (с оптической плотностью не менее 0.1), каковые при условии хроматографического разделения пигментов не всегда можно получить. Кроме того, СФ-2М вычерчивает на более низком уровне оптической плотности сглаженные кривые поглощения без острых пиков со слегка растянутым максимумом, что даже при снятии спектра через 1—2 μ дает возможность установить только зону поглощения с точностью до 3—4 μ, а не основной максимум с точностью до микрона. В связи с этим спектр поглощения пигментных вытяжек с оптической плотностью больше 0.1 мы сначала снимали на СФ-2М для установления зоны поглощения основных максимумов, а затем, проводя ее через микрон на СФ-4,

[1] Ввиду отсутствия определителя для культур *Cyanophyceae* систематическое положение указанных водорослей провизорно определено Н. В. Кондратьевой, за что авторы и выражают ей искреннюю благодарность.

точно устанавливали их максимумы. Этим и объясняется кажущееся различие кривых поглощения каротиноидов, снятых на СФ-2М и СФ-4 (рис. 1).

В работе применяли следующие растворители: бензол-петролейный эфир (3 : 1 или 2 : 1) для разделения каротинов, лютеина и виолаксантина; бензол-петролейный эфир-этанол в соотношении 18 : 6 : 1 (для разделения каротинов и неоксантина); бензин-петролейный эфир-ацетон в соотношении 8.5 : 2.5 : 3.5 (для разделения хлорофилла, каротинов и ксантофиллов). Рекомендации растворителей взяты из литературы (Судьина, 1959; Хроматография, 1962).

Из оставшегося после экстрагирования ацетоном материала извлекали фикобилиновые пигменты с помощью соляной кислоты, разведенной 1 : 1, при кипячении в течение 2—3 минут. Солянокислые вытяжки фильтровали и спектры поглощения их снимали на спектрофотометрах. Извлечение фикобилиновых пигментов проводилось также с помощью фосфатного буфера с pH=8, подкисленного хлороформа и соляной кислоты (1 : 1) при настаивании в течение 15 часов при 5° как из предварительно экстрагированного ацетоном, так и свежерастертого с кварцевым песком растительного материала.

Полученные результаты приведены в табл. 1 и 2 и на рис. 1, 2, 3.

Результаты исследования

Исследования показали, что у всех изученных культур единственным зеленым пигментом является хлорофилл *a*, хлорофилл *b*, как правило, отсутствует.

Идентификация хлорофилла *a* проводилась по его положению на хроматографии, а также основным и дополнительным максимумам поглощения, снятым в различных растворителях.

Присутствие хлорофилла *b* в экстрактах синезеленых, отмечаемое в литературе, по-видимому, является либо результатом работы с культурой, загрязненной зелеными водорослями, либо вызывается появлением между старто-

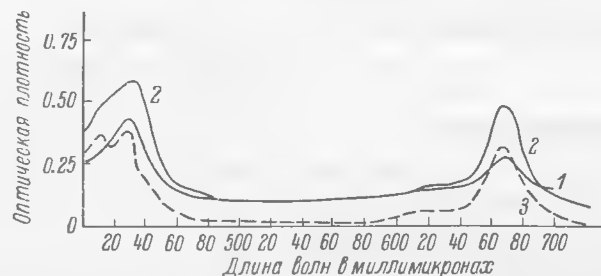


Рис. 2. Основные максимумы поглощения хлорофилла *a* некоторых синезеленых водорослей (этанол).

1 — хлорофилл *a* из *Anabaena variabilis*; 2 — хлорофилл *a* из *Amorphonostoc punctiforme*; 3 — хлорофилл *a* из *Phormidium bijugatum*.

вым пятном и хлорофиллом *a* грязно-желтовато-зеленой полосы феофорбида *a*, в случае отсутствия спектральной характеристики, ошибочно принимаемого за хлорофилл *b*. Как показали исследования, феофорбид *a* накапливается в значительном количестве при увеличении продолжительности анализа вследствие разрушения хлорофилла *a*.

Учитывая трудности идентификации пигментов по спектрам поглощения их, приводим основные максимумы поглощения исследованных пигментов, как взятые из литературных источников (Рабинович, 1953; Гудвин, 1954 г.), так и полученные экспериментально (основные максимумы поглощения этанольных растворов хлорофилла *a* получены экспериментально, максимумы поглощения каротиноидов найдены в литературе и подтверждены экспериментально).

Как видно из данных табл. 1, в основных максимумах поглощения хлорофилла наблюдаются сдвиги и отмечается некоторая растянутость максимумов на 1—2 μ, что особенно характерно для снятия спектров на автоматическом спектрофотометре СФ-2М. Аналогичная картина наблюдается и при снятии дополнительных максимумов (рис. 2).

ТАБЛИЦА 1

Основные максимумы поглощения спиртовых (этанол) экстрактов пигментов культуральных форм синезеленых водорослей (длины волн в миллимикронах)

Водоросли	Хлорофилл *a*	Каротины			Ксантофиллы			
		α	β	ε	лютеин	виолаксантин	миксоксантофилл	эхиненон
Phormidium uncinatum	415	446	452	418	450	420	442—445	—
	664—666	476	482	420	481	445	470—475	—
	—	—	—	442	—	475	500—506	—
	—	—	—	470	—	—	—	—
	—	—	—	471	—	—	—	—
Ph. bijugatum	413	446	452	—	450	420	442—445	470
	—	—	—	—	—	445	470—475	—
	664—666	476	482	—	481	475	500—505	—
Ph. autumnale	430	—	452	418	—	—	—	—
	664	—	482	420	—	—	442—445	—
	666	—	—	442	—	—	470—475	—
	—	—	—	470	—	—	500—505	—
	—	—	—	471	—	—	—	—
Amorphonostoc punctiforme	430	446	452	418	—	—	445, 470	470
	664	476	482	442	—	—	505	—
	—	—	—	475	—	—	—	—
Anabaena variabilis	430	446	452	418	—	—	—	—
	664—666	476	482	442	—	—	—	—
	—	—	—	470	—	—	—	—
Microcystis muscicola	431—432	—	452	—	450—455	—	—	470
	664	—	482	—	480	—	—	—

Растянутость основных максимумов поглощения особенно характерна для каротиноидов, что видно на рис. 1. Это вносит значительные трудности в идентификацию имеющихся пигментов, в частности каротинов. Идентификацию последних мы проводили по наличию максимумов поглощения, характерных для α, β, ε-каротинов в этаноле, бензине, хлороформе, бензоле. О наличии того или иного каротина судили по обнаружению характерных для него максимумов в различных растворителях после хроматографического отделения суммы каротинов от ксантофиллов и хлорофилла *a*.

Исследования показали, что синезеленые водоросли характеризуются разнообразным набором каротиноидов.

Как видно из данных табл. 2, у *Phormidium uncinatum* из каротинов присутствуют β-каротин, из ксантофиллов — виолаксантин, лютеин, миксоксантофилл, эхиненон. Найден еще один неидентифицированный пигмент каротиноидного типа.

У *Ph. bijugatum* из каротинов найден β-каротин, из ксантофиллов — лютеин, зеаксантин, виолаксантин, эхиненон и миксоксантофилл. Кроме этих пигментов, найдены еще два пигмента каротиноидного типа, идентифицировать которые не удалось.

У *Ph. autumnale* найден β-каротин, возможен ε-каротин. Из ксантофиллов идентифицирован миксоксантофилл, виолаксантин и найдено еще два неидентифицированных пигмента.

У *Amorphonostoc punctiforme* найдены β- и ε-каротины, из ксантофиллов — эхиненон, миксоксантофилл и два неидентифицированных пигмента.

ТАБЛИЦА 2

Пигментные системы культуральных форм синезеленых водорослей

Водоросли	Хлорофиллы		Каротины		Ксантофиллы					Неидентифицированные пигменты
	a	b	β	ε	лютеин	виолаксантин	неоксантин	эхиненон	миксоксантофилл	
Phormidium uncinatum	+	—	+		+	+	—	+	+	+
Ph. bijugatum	+	—	+	—	+	+	—	+	+	+
Ph. autumnale	+	—	+	+?		+	—		+	++
Amophonostoc punctiforme	+	—	+	+			—	+	+	++
Anabaena variabilis	+	—	+	+		+	—	+	+	++
Microcystis muscicola	+	—	+			+	—	+	+	++

Примечание. + наличие пигмента; — его отсутствие; +? присутствие возможно.

У *Anabaena variabilis* найдены β-каротин, ε-каротин, из ксантофиллов — эхиненон, виолаксантин, миксоксантофилл и еще два неидентифицированных пигмента.

У *Microcystis muscicola* отмечено наличие β-каротина, из ксантофиллов найдены эхиненон, виолаксантин, миксоксантофилл и еще два неидентифицированных пигмента.

Таким образом, у исследованных культур, как правило, обязательно присутствует β-каротин, встречается ε-каротин. Особое место занимает вопрос об α-каротине. Возможность нахождения α-каротина у синезеленых водорослей Гудвином отрицается. В то же время экспериментальные данные показывают, что отдельные культуры синезеленых водорослей дают небольшие, но четкие максимумы поглощения у 446 и 476 mμ, что, согласно литературным данным, характерно для α-каротина (рис. 1). Эти максимумы можно зарегистрировать при снятии спектра поглощения на СФ-4, проходя через микрон зоны их поглощения. При снятии спектра поглощения каротиноидов на автоматическом спектрофотометре СФ-2М зарегистрировать их нельзя ввиду наложения на них растянутых максимумов, свойственных β-каротину. Аналогичная картина наблюдается и с обнаружением ε-каротина.

Установление наличия α-каротина у *Cyanophyceae* играет большую теоретическую роль, поэтому, естественно, эти данные необходимо проверить на более широком наборе разновозрастных культур, выращенных в различных условиях. Эта очень большая и кропотливая работа крайне необходима для окончательного разрешения вопроса о возможности синтеза α-каротина синезелеными водорослями.

Значительный интерес имеет также идентификация у синезеленых водорослей лютеина, присутствие которого как производного α-каротина Гудвин ставит под сомнение.

Наличие у изученных культур неидентифицированных пигментов указывает на возможность нахождения и других каротиноидов. О каротиноидном типе неидентифицированных пигментов мы судим по положению их на хроматограмме, цвету и максимумам поглощения, типичным для каротиноидов.

Изучение фикобилинового пигментного комплекса показало, что у всех изученных культур солянокислый экстракт с оптической плотностью до 0.3, полученный как при 3-минутном кипячении в соляной кислоте, разведенной 1 : 1, так и при 15-часовом настаивании при 5°, в видимой части спектра в пределах волн 400—750 mμ дает один четкий максимум

в красной части спектра в пределах 665—667 mμ. В случае плотности свыше 1.5, солянокислый экстракт, кроме основного максимума, дает еще дополнительные растянутые максимумы при 494—497, 580—584, 610—615 mμ, в зависимости от вида исследуемой водоросли.

Найденный основной максимум фикобилинового комплекса синезеленых водорослей в соляной кислоте в пределах красных волн при 666 mμ нам в литературе не встречался и, по-видимому, отмечается впервые. Наличие этого максимума, очень близкого к максимуму поглощения хлорофилла, что мало вероятно в данном случае (биомасса экстрагировалась ацетоном до обесцвечивания, а затем кипятилась в соляной кис-

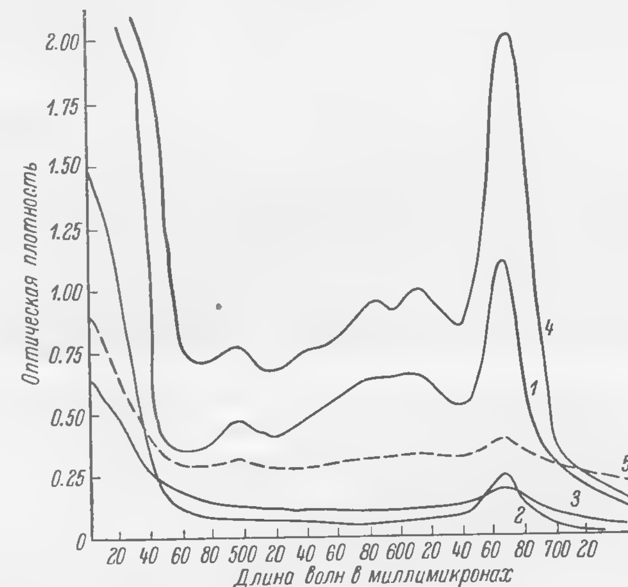


Рис. 3. Основные максимумы поглощения фикобилиновых пигментов.

Кривые поглощения фикобилинового комплекса из: *1* — *Anabaena variabilis*; *2* — *Microcystis muscicola*; *3* — *Phormidium autumnale*; *4* — *Amorphonostoc punctiforme*; *5* — кривая поглощения фикоэритрина из филлофоры.

лоте 1 : 1 в течение 3 минут), указывает на тесную связь этих двух пигментов в фотосинтетическом процессе.

Интересно отметить, что спектральная кривая фикобилиновых пигментов, выделенных с помощью соляной кислоты из биомассы синезеленых водорослей, совпадает, особенно по основному максимуму при 666 mμ, с приготовленной аналогичным образом спектральной кривой фикоэритрина, выделенного А. А. Красновским из красной водоросли филлофоры и любезно предоставленного нам, за что мы выражаем искреннюю благодарность.

Совпадение спектральных кривых (рис. 3) солянокислых вытяжек фикобилиновых пигментов, выделенных из синезеленых и красных водорослей, указывает на то, что эти пигменты имеют одинаковые хромофорные группы и их специфичность, по-видимому, зависит от специфичности белкового носителя, или способа связи простетической группы с ним. Разрушение белкового носителя с помощью соляной кислоты устраняет характерную для них специфичность.

В пользу этого свидетельствуют данные спектральных характеристик фикобилиновых комплексов, снятые без разрушения белковых носителей при экстрагировании пигментов фосфатным буфером с pH=8 в течение 15 часов при 5°. В этом случае фикобилиновый комплекс дает в видимой части спектра ряд максимумов. Например, для *Phormidium uncinatum* эти максимумы следующие: 415, 440, 570, 650 и 680 mμ. Извлеченный

из этого же материала подкисленным хлороформом фикобилиновый комплекс дает максимумы при 650 и 660 мμ.

Исходя из наличия максимумов в соляной кислоте при 615 мμ, можно предположить, что в данном комплексе фикобилиновых пигментов у *Ph. uncinatum* присутствует *c*-фикоцианин. Однако наряду с ним имеются и другие пигменты, в частности аллофикоцианин, фикоэритрин. Результаты работы с фикобилиновым комплексом свидетельствуют о необходимости проведения дальнейших более глубоких исследований этой интересной пигментной группы.

Выводы

1. Исследованные культуральные формы синезеленых водорослей характеризуются наличием из числа хлорофиллов одного зеленого пигмента, в частности хлорофилла *a* и отсутствием хлорофилла *b*.

2. Синезеленые водоросли характеризуются разнообразным составом каротиноидов с выраженной видовой специфичностью. Из каротинов идентифицированы β- и ε-каротины, из ксантофиллов — лютеин, виолаксантин, эхиненон, зеаксантин, миксоксантофилл. Кроме указанных пигментов, найдены также неидентифицированные пигменты каротиноидного типа и максимумы, характерные для α-каротина в этаноле, хлороформе, петролейном эфире.

3. β-каротин является обязательным составным компонентом каротиноидных пигментов всех изученных видов. Этого нельзя сказать об ε-каротине.

4. Солянокислые вытяжки фикобилинового комплекса изученных представителей *Cyanophyceae* наряду с типичными фикобилиновыми максимумами характеризуются наличием пигмента с максимумом поглощения в красной части спектра при 666 мμ. Этот максимум для фикобилиновых пигментов не был встречен нами в литературе и, по-видимому, принадлежит какому-то производному фикоэритрина.

5. Спектральная кривая фикобилинового комплекса, извлеченного из синезеленых водорослей с помощью соляной кислоты, по основным максимумам поглощения совпадает с аналогичной спектральной кривой фикоэритрина из филлофоры. Это указывает, что специфичность фикобилинов связана, по-видимому, либо со специфичностью белкового носителя, либо со способом связи с ним простетической группы пигмента, а не с хромофорной группой.

ЛИТЕРАТУРА

Барашков Г. К. (1961). Химия синезеленых водорослей (*Cyanophyceae*). Бот. журн., 3. — Гудвин Т. В. (1962). Сравнительная биохимия каротиноидов. Тр. V Международного биохимического конгресса. Симпозиум III, Эволюционная биохимия. — Гусев М. В. (1961). Синезеленые водоросли. Микробиология, XXX, 6. — Прат С., Ш. Кубин. (1956). Ассимиляция и дыхание термофильных синезеленых водорослей. Физиолог. раст., 3, 6. — Рабинович Е. (1953). Фотосинтез, 2. — Судьина О. Г. (1959). Методика визначення активності хлорофілази. Довіді АН УРСР, 2. — Хроматография на бумаге. (1962). Под ред. И. М Хайса и К. Мацека. — Garnier J. (1958). Influence de la température et de l'éclairement sur la teneur en pigments d'*Oscillatoria subbrevis* Schmidle (Cyanophycees). C. r. Acad. sci., 246, 4. — Goodwin T. W. (1957). The nature and distribution of carotinoids in some blue-green algae. Journ. Gen. Microbiol., 17, 2. — Fredrick J. F. (1957). Effect of surface activity and chelation phenomena on the activity of the polyglucoside-synthesizing enzymes of *Oscillatoria*. Physiol. plantarum, 10, 5. — Fredrick J. F. (1961). Immunochemical studies of phosphorylases of *Cyanophyceae*. Phyton, 16, 1. — Fujita Y., A. Hattori. (1960). Effect of chromatic lights on phycobilin formation in a blue-green alga *Tolypothrix tenuis*. Plant and Cell Physiol., 1, 4. — Marcelle Lefort. (1960). Nouvelles recherches sur l'infrastructure du chromatoplasma des Cyanophycees. C. r. Acad. sci., 251, 25. — Marré E., O. Servettaz. (1957). Ricerche sull'adattamento proteico in Organismi termaresistenti. II. Sulla termoresistenza «in vitro» del sistema citocromo riduttasico di cianoficee termali. Atti Accad. naz. Lincei. Rend. Cl. sci. fis., mat. e natur, 22, 1. — Marre E., M. Albertario, E. Vaccari. (1958). Ricerche sull'adattamento proteico in organismi termoresistenti. III. Relativa insensibilita di enzimi di cianoficee a denaturanti che agiscono rompendo i legami di idrogeno. Atti Accad. naz. Lincei. Rend. Cl. sci. fis., mat. e natur., 24, 3. — Myers J., W. A. Kratz. (1955). Relations between pigment content and photosynthetic characteristics in a blue-green alga. Journ. Gen. Physiol., 39, 1. — Oh Eocha Colm. (1958). Comparative biochemical studies in the phycobilins. Arch. Biochem. and Biophys., 73, 1. — Tischer J. (1958). Carotinoide der Su wasseralgen. X. Über die Carotinoide aus *Cladophora fracta*. XI. Über die Carotinoide aus *Oscillatoria amoena*. Hoppe-Seyler's Zeitschr. physiol. Chem., 310, 1—6, 311, 1—3.

Киевский государственный
университет.

PIGMENT SYSTEMS OF CULTURAL FORMS OF CYANOPHYCEAE

By D. F. Protzenko, L. A. Sirenko, T. L. Bogdanova and A. P. Batrak

SUMMARY

The authors have studied the pigment systems in six cultural forms of blue-green algae by means of chromatographic separation of pigments with subsequent spectrophotometry.

Out of green pigments only chlorophyll a has been found, while yellow pigments were represented by a diversity of carotenoids with a pronounced interspecific differentiation. β-carotin is an obligatory component, ε-carotin is eventually present; out of xanthophylls, lutein, violaxanthin, zeaxanthin, echinenon and mixoxanthophyll were indetified. The content of non-indentified pigments of carotinoid nature has been recorded.

According to the authors' opinion, the specificity of the phycobilin complex is apparently associated not with the chromophore group, but either with the specificity of the protein carrier, or with the way in which the prosthetic group is connected to the latter.

СООБЩЕНИЯ

УДК 577.42 : 582.948.2

Н. Л. Фельдман, И. Е. Каменцева и Г. Г. Шухтина

ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТЬ КЛЕТОК ВЕСЕННИХ И ЛЕТНИХ ЛИСТЬЕВ МЕДУНИЦЫ *PULMONARIA OBSCURA* DUMORT.

С 1 рисунком

N. L. FELDMANN, I. E. KAMENTZEVA AND G. G. SHUKHTINA.
THERMOSTABILITY OF THE CELLS OF SPRING AND SUMMER LEAVES OF THE LUNGWORT (PULMONARIA OBSCURA DUMORT.)

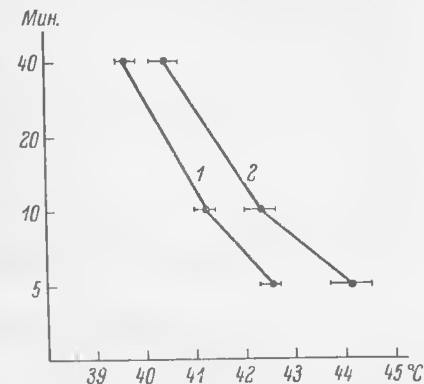
Исследования последних десяти лет с несомненностью показали, что виды водорослей и высших растений, отличающиеся большей теплолюбивостью, имеют и более высокий, наследственно закрепленный уровень теплоустойчивости клеток (Александров, 1956, 1963, 1964; Lange, 1959; Biebl, 1962; Язкулыев, 1963; Фельдман, 1964). В частности, устойчивость к нагреву у клеток луковичных весенних эфемероидов с относительно поздними сроками вегетации выше, чем у тех видов, вегетация которых начинается и заканчивается раньше, при более низких температурах среды (Фельдман, 1964). Соответствие между температурными условиями среды обитания и уровнем чувствительности клеток к повреждающему действию нагрева наблюдается и при сравнении различных органов одного и того же растения (Александров, 1963, 1964). Так, например, остановка движения протоплазмы в эпидермисе листа хлопчатника происходит при более низких температурах, чем в клетках перегородки коробочки. Эта разница в устойчивости хорошо коррелирует с особенностями температурного режима листьев и коробочки. В жаркие летние дни температура тканей последней на несколько градусов выше температуры воздуха, тогда как листья благодаря транспирации имеют более низкую температуру (Айзенштат, 1952). Вместе с тем при сравнении одинаковых клеток у представителей одного вида первичная теплоустойчивость завершивших рост клеток представляет собой относительно константную величину (Александров, 1963), изменения температуры в пределах биокинетического интервала не сказываются на ее уровне. В результате растения, принадлежащие к одному виду, но взятые из резко различающихся по температурному режиму точек ареала, имеют одинаковую клеточную чувствительность к действию высоких температур. Наблюдающиеся в ряде случаев отклонения от этой закономерности связаны либо с тепловой и холодовой закалками (Александров, 1963), либо с реакцией на недостаток воды (Завадская и Денько, 1966 г.).

Среди высших растений есть некоторое число видов, у которых наблюдается смена побегов в течение одного вегетационного периода. В связи со всем вышесказанным казалось важным проследить, что же именно в этом случае будет происходить с уровнем клеточной теплоустойчивости. В качестве объекта исследования мы выбрали медуницу неясную *Pulmonaria obscura* Dumort., для которой характерна четкая смена весенних и летних побегов. Первые появляются ранней весной до распускания листьев на деревьях, они живут при низкой и весьма колеблющейся температуре воздуха, высокой освещенности и относительном изобилии воды в почве. После распускания древесной листвы весенние побеги медуницы отмирают, вместо них развиваются летние листья. Температура воздуха и влажность его в это время повышаются, а освещенность и содержание воды в почве падают (Горышина, 1962).

Растения для нашего опыта были собраны в районе ст. Можайское Ленинградской области с начала мая до середины июля 1965 г. Определение теплоустойчивости производилось через 2—3 часа после сбора материала. Листья, закончившие рост, разрезались на небольшие кусочки (8×10 мм), инфильтрировались водопроводной водой и прогревались в водяном термостате, заранее нагретом до нужной температуры

(Александров, 1963). Прогревание в течение 5—40 мин. проводилось с интервалом температуры (от образца к образцу) в 0.4°. Устанавливалась максимальная температура, после действия которой еще наблюдается движение сферосом в эпидермисе нижней стороны листа. На основании полученных данных строились кривые зависимости срока сохранения движения протоплазмы от температуры прогрева.

Теплоустойчивость клеток весенних листьев медуницы показана на рисунке (кривая *1*). Если принять в качестве критерия чувствительности температуру 5-минутного прогрева, то она равняется 42.5°. Такой уровень клеточной теплоустойчивости следует считать довольно низким. Как правило, клеточная теплоустойчивость растений нашего климатического пояса несколько выше (Александров, 1963; Александров и др., 1964).



Теплоустойчивость клеток весенних и летних листьев медуницы *Pulmonaria obscura* Dumort.

По оси абсцисс — температура нагрева (в °C); *по оси ординат* — время сохранения движения (в мин.; логарифмическая шкала). *1* — весенние листья; *2* — летние листья. *Каждая точка* — среднее из 12 измерений; *горизонтальными линиями* даны доверительные границы.

У летних листьев медуницы клетки более устойчивы к повреждающему действию нагрева (кривая *2* на рисунке), нежели у весенних. При 5-минутном воздействии, например, их теплоустойчивость достигает 44.1°, превышая таким образом соответствующий уровень устойчивости весенних листьев на 1.6°. Примерно такая же разница в теплоустойчивости сохраняется и при других сроках прогрева.

Т. К. Горышина (1962), сравнивая весенние и летние листья медуницы неясной, обнаружила, что между ними существует целый ряд анатомо-физиологических различий, которые могут быть объяснены характером экологических условий в весенние и летние месяцы. По ее наблюдениям, эти различия касаются главным образом признаков, которые сильнее всего зависят от условий освещения. Так, весенние листья, будучи гелиофитными, характеризуются мелкоклеточностью и большой толщиной пластинки листа вследствие сильного развития палисадной паренхимы. Наши данные показывают, что весенние и летние листья отличаются и по теплоустойчивости клеток. Весенние листья менее устойчивы к нагреву, чем летние. Это хорошо согласуется с более низкими температурами среды в период их жизни. Кроме того, для весенних листьев медуницы характерна очень интенсивная транспирация, тогда как у летних листьев транспирация мала (Горышина, 1962). Благодаря этому весной может поддерживаться относительно низкая температура листа (Горышина, 1963). Следовательно, весенние и летние листья медуницы различаются и по тем признакам, в формировании которых ведущую роль играет температурный фактор. Что касается отношения к влаге, то весенние и летние листья медуницы «не выходят за пределы мезофитного плана строения» (Горышина, 1962).

Таким образом, правило соответствия уровня клеточной теплоустойчивости температурным условиям существования растений приложимо не только к представителям различных видов, отличающихся по степени теплолюбивости. Оно справедливо и для одного растения в случае неодинакового температурного режима различных его органов, а также при смене вегетативных органов в течение вегетационного периода.

Литература

Айзенштат Б. А. (1952). Некоторые данные о температуре листьев хлопчатника. Тр. Ташкентск. геофизич. обсерват., 7. — Александров В. Я. (1956). Цитофизиологический анализ теплоустойчивости растительных клеток и некоторые задачи цитоэкологии. Бот. журн., 7. — Александров В. Я. (1963). Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. IV, Эксперим. бот., 16. — (Александров В. Я.) Alexandrov V. J. (1964). Cytophysiological and cytoecological investigation of resistance of plant cells toward the action of high and low temperature. Quart. Rev. Biol., 39. — Александров В. Я., Е. И. Денько, И. М. Кислюк, Н. Л. Фельдман и Г. Г. Шухтина. (1964). Сезонные изменения устойчивости клеток к действию различных агентов у зимнезеленых растений и весенних эфемероидов. В сб.: Цитологические основы приспособления растений к факторам среды. — Горышина Т. К. (1962). О некоторых анатомо-физиологических особенностях весенних и летних листьев медуницы неясной *Pulmonaria obscura* Dumort. Научн. докл. высш. шк., Биолог. науки, 3. — Горышина Т. К. (1963). Экспериментально-экологический анализ сезонной ритмики ранневесенних дубравных эфемероидов. Бот. журн., 11. — Фельдман Н. Л. (1964). Теплоустойчивость клеток весенних эфемероидов с различными сроками вегетации. В сб.: Цитологические основы приспособления растений к факторам среды. — Язкулыев А. (1963). Сравнение теплоустойчивости двух видов *Hordeum* с разными сроками вегетации. Бот. журн., 12. — Biebl R. (1962).

Protoplasmatische Ökologie der Pflanzen. Wasser und Temperatur. Protoplasmatologia, 12. — Lange O. L. (1959). Untersuchungen über Wärmehaushalt und Hitzeresistenz. Mauritanischer Wüsten und Savannen Pflanzen. Flora, 147.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
и Институт цитологии
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 21 IX 1965).

УДК 581.116 : 582.628.2 (235.216)

Р. С. Верник и К. Талипов

ТРАНСПИРАЦИЯ ЭДИФИКАТОРОВ ОРЕХОВО-ПЛОДОВОГО ЛЕСА В ЗАПАДНОМ ТЯНЬ-ШАНЕ

С 3 рисунками

R. S. VERNIK AND K. TALIPOV. TRANSPIRATION IN THE DOMINANT PLANTS OF THE MOUNTAIN WALNUT FOREST IN THE WESTER TIEN-SHAN MTS

Транспирация является одним из показателей водного режима растения и позволяет судить о его водообеспеченности. Кроме того, по расходу воды растением, происходящему преимущественно в процессе транспирации, можно оценить климатическую и полезащитную роль леса, определить оптимальную плотность насаждений в данных экологических условиях.

Изучение транспирации эдификаторов орехово-плодового леса проводилось нами на Бостандыкском стационаре Института ботаники АН УзССР, расположенном в урочище Кайнар-Сай на юго-западном склоне Угамского хребта, на высоте 1050 м над ур. м., в поясе распространения орехово-плодовых лесов. На растительности урочища, климатических особенностях и экологическом режиме орехово-плодовых лесов мы останавливаться не будем, так как эти вопросы были освещены в других статьях (Верник, Камалов, 1960; Верник, 1961а, 1961б).

Транспирацию грецкого ореха в условиях ботанического сада Москвы изучали А. М. Озол и Е. И. Хорьков (1958), в Ленинградской области — Лю Цзинь-хе (1962), в естественных условиях орехово-плодового леса транспирацию грецкого ореха определяли таджикские исследователи М. Н. Матвеев (1947, 1951, 1953) и К. П. Рахманина (1962). В отличие от задач, которые ставили перед собою авторы указанных работ, нас интересовала не только интенсивность транспирации отдельных пород, но также расход воды всем фитоценозом орехового леса в целом.

Интенсивность транспирации и оводненность листьев мы определяли у эдификаторов древесного яруса: грецкого ореха *Juglans regia* L., алычи *Prunus sogdiana* Vass., боярышника *Crataegus turkestanica* A. Pojark., а также у доминирующих видов травостоя (для расчета общего расхода воды сообществом).

Для исследования были выбраны два участка на склонах разной экспозиции — северо-восточном и юго-западном, что дало возможность проследить влияние экологических условий на процесс транспирации данных видов. Изучение изменения физиологических процессов при смене условий существования помогает определить экологическую амплитуду вида и понять причины изменения состава фитоценозов в определенных условиях.

На северо-восточном склоне участок расположен в мятликовом орешнике. 1-й ярус. Состав: 10 орех грецкий, 80—90 лет, 60 см в диаметре, бонитет II, высота 20—22 м, сомкнутость крон 0.5—0.6, плотность 120 стволов/га, запас сырой древесины 100 м³/га.

2-й ярус. Состав: 5 алыча, 4 боярышник, 1 яблоня, Ед. махалебская вишня.

Плотность древостоя алычи 400 шт./га, боярышника 400 шт./га, яблони 20 шт./га, вишни махалебской 20 шт./га.

Подрост грецкого ореха — 125 шт./га, всходов 800 шт./га. Подлесок из кустарников: *Acer semenovii*, *Berberis oblonga*, *Cotoneaster pseudomultiflora*, *Rosa canina*.

Средняя высота подлеска 1.5 м, покрытие 0.1. В травяном ярусе преобладают: *Poa nemoralis* (cop.²), *P. angustifolia* (cop.¹), *Aegopodium tadshicorum* (cop.¹), *Melissa officinalis* (sp.³), *Bunium chaerophylloides* (sp.³), *Viola collina* (sp.¹) и др. Проективное покрытие 70—80%. Мощность подстилки 2 см.

На юго-западном склоне орехово-плодовые леса встречаются лишь по саям и значительным углублениям рельефа. Поэтому участок был заложен на редине с одиночными старыми деревьями грецкого ореха. Краткая характеристика растительности на участке: орех грецкий — 20 ств./га, 140—150 лет, 12 м высоты, 45 см в диаметре, бонитет V, запас 10 м³/га сырой древесины; алыча — 220 шт./га, боярышник туркестанский — 140 шт./га. Подроста и самосева грецкого ореха нет. Подрост алычи — 100 шт./га, боярышника туркестанского — 120 шт./га. В травяном покрове в первую половину лета доминирует *Hordeum bulbosum* (cop.¹), среди которого с обилием sp.¹ встречаются: *Inula grandis*, *Hypericum perforatum*, *Galium pamiroalaicum*, *Poa bulbosa*, *Origanum tytthanthum*, *Astragalus schrenkianus*. Во вторую половину лета, когда эфемероиды высыхают, аспект создают *Centaurea sqarrosa*, *Glycyrrhiza glabra*, *Poterium polygamum* и др.

Почва на обоих участках бурая, горно-лесная (Глазовская, 1956), незасоленная, тяжелосуглинистая. На северо-восточном склоне почвенный горизонт более мощный, 150 см, промыт от карбонатов по всему профилю, гумуса в верхнем горизонте до 4% (определялся по Тюрину). На юго-западном склоне почва смытая, содержание гумуса до 2%, гумусовый горизонт маломощный — 40 см, карбонаты начинаются с самой поверхности.

В статье приводятся в основном материалы 1962 г., который по метеорологическим условиям был близок к среднему. Почвенная влага накапливается в зимне-весенний период, лето бездождное, первые осенние осадки выпадают в октябре. В зимне-весенний период 1961—1962 гг. выпало 925 мм осадков. В апреле были заморозки, погубившие молодые листья грецкого ореха, в связи с этим работы по изучению транспирации были начаты 11 мая, когда на кронах появились новые листья.

Изучение транспирации проводилось методом быстрого взвешивания листьев на торзионных весах (Иванов и др., 1950) в течение вегетационного периода два раза в месяц с 7 часов утра до 7 часов вечера, через каждые два часа. Повторность взвешиваний была трехкратная, экспозиция 3 минуты. Общее содержание влаги в листьях определялось весовым методом. Водный дефицит (Максимов, 1952) устанавливался по разнице между оводненностью листьев в ранние утренние часы и минимальным содержанием влаги в дневные часы. Определялись: температура и относительная влажность воздуха, содержание влаги в почве и интенсивность освещения (при помощи фотоэкспонометра «Ленинград»).

Расход воды каждым растением-эдификатором и сообществом в целом определялся методом И. Н. Бейдеман [1] (Бейдеман, 1956; Бейдеман и др., 1962).

Остановимся на особенностях транспирации каждого растения.

Орех грецкий *Juglans regia*. В мае дневной ход транспирации ореха имеет характер одновершинной кривой и достигает максимума на северо-восточном склоне в 11—13 часов — 0.74 г/г в час, а на юго-западном склоне в 9 часов — 1.27 г/г в час (рис. 1).

В летние месяцы (июнь, июль, август) на северо-восточном склоне суточный ход транспирации сохраняет тот же одновершинный характер, но на юго-западном склоне наблюдается заметная депрессия в 15 часов, совпадающая с падением освещения. Дневной максимум транспирации также чаще всего совпадает с часами наиболее интенсивного солнечного освещения. На северо-восточном склоне дневной максимум — 0.95 г/г в час, а на юго-западном — 1.45 г/г в час. Эта зависимость интенсивности транспирационного процесса от освещенности сохраняется и осенью.

Среднедневные показатели интенсивности транспирации в течение лета изменяются в пределах 0.40—0.50 г/г в час на северо-восточном и 0.76—0.86 г/г в час на юго-западном склонах. В сентябре, когда интенсивность транспирации резко падает, различие в этом отношении между склонами сглаживается и в октябре исчезает совершенно. Это наблюдалось и у других видов.

Причина более высокой в течение лета интенсивности транспирации грецкого ореха на юго-западном склоне, где запас почвенной влаги меньший, заключается в режиме освещения. Среднедневные показатели интенсивности освещения в летние месяцы по наблюдениям на северо-восточном склоне — от 60 до 87 тыс. люкс против 10—37 тыс. люкс на юго-западном склоне.

Высокая интенсивность транспирационного процесса на юго-западном склоне приводит к сильному падению содержания влаги в тканях листа, в результате чего с 10 августа начинается пожелтение и опадение листьев (летний листопад).

Оводненность тканей на северо-восточном склоне в течение сезона снижается от 80% в мае до 67% к началу сентября, а на юго-западном — от 73 до 63% (данные утреннего насыщения, в процентах от сырого веса).

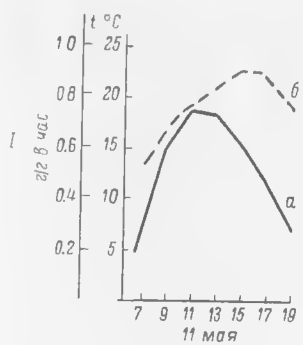
Наименьшее содержание влаги в тканях листа наблюдалось на северо-восточном склоне в середине августа в 13 часов — 64.2%, а на юго-западном склоне в эти же часы почти на месяц ранее, 28 июля, содержание влаги в листе упало до 59.5%. Водный дефицит у деревьев северо-восточного склона в течение летнего периода был незначительным — 4.5% и только в период осеннего листопада он возрос до 6%. На южном склоне дневной водный дефицит в часы интенсивной транспирации достигал 10%.

Алыча *Prunus sogdiana*. Дневной ход транспирации алычи на обоих участках чаще всего имеет максимум в первую половину дня. Как видно из рис. 2, резкое падение транспирационной кривой (*а*) соответствует резкому падению освещенности (*в*), и очевидно, что дневной ход транспирации тесно связан со световым режимом.

Сезонный ход интенсивности транспирации у алычи имеет хорошо выраженный летний максимум в июне на юго-западном и в июле на северо-восточном склонах. Среднедневная интенсивность транспирации у алычи на северо-восточном склоне повышается от 0.31 г/г в час в мае до 0.78 г/г в час в середине июля, затем происходит постепенное снижение ее до конца вегетации. На юго-западном склоне транспирация возрастает от 0.58 г/г в час в мае до 1.29 г/г в час в июне, а затем начинает уменьшаться, несмотря на происходящее повышение температуры воздуха и интенсивности освеще-

---

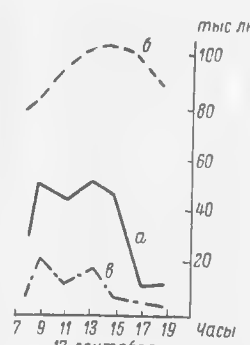
[1] Пользуемся случаем выразить благодарность И. Н. Бейдеман за консультации при проведении полевых и камеральных работ.

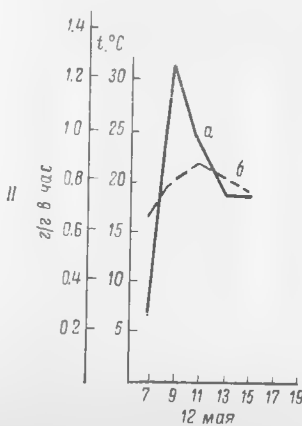


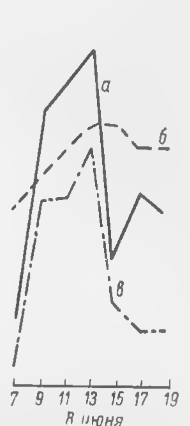
















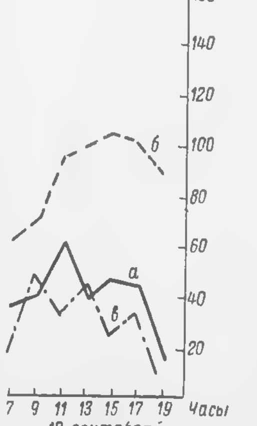
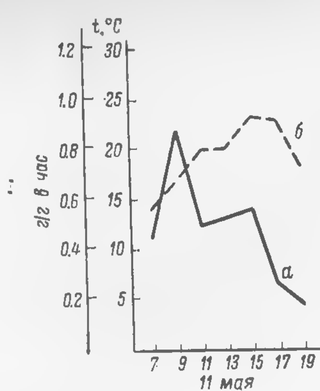
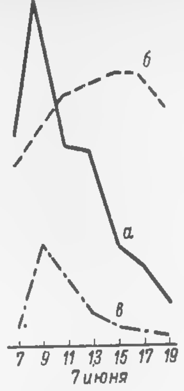
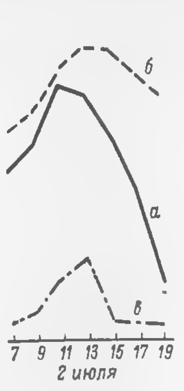


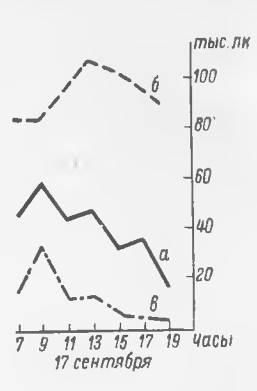
Рис. 1. Дневной ход транспирации ореха (*а*), температуры воздуха под кроной (*б*) и интенсивности освещения (*в*) на северо-восточном (*I*) и юго-западном (*II*) склонах.

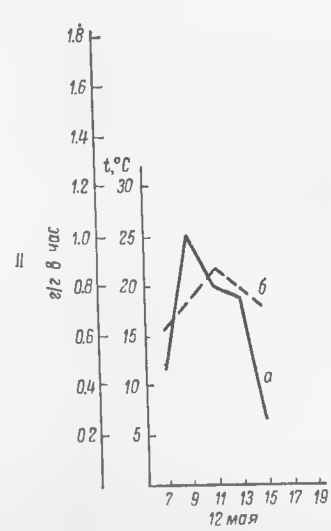


















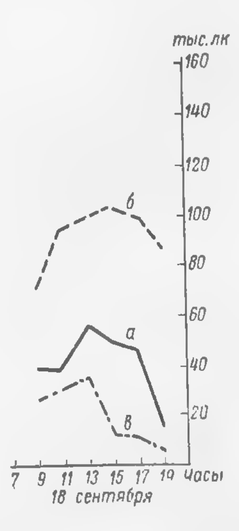
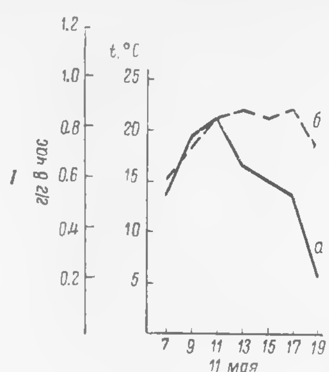
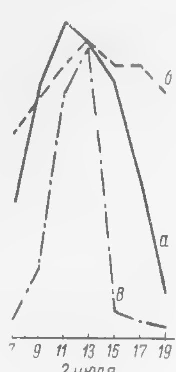


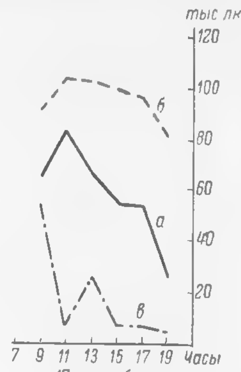
Рис. 2. Дневной ход транспирации алычи (*а*), температуры воздуха в кроне (*б*) и интенсивности освещения (*в*) на северо-восточном (*I*) и юго-западном (*II*) склонах.

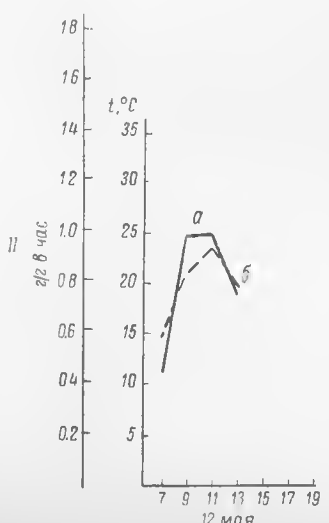




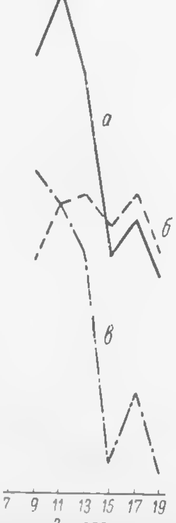














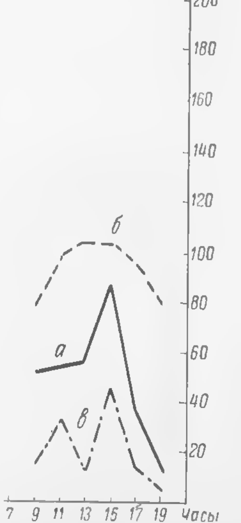


Рис. 3. Дневной ход транспирации боярышника (*а*), температуры воздуха в кроне (*б*) и интенсивности освещения (*в*) на северо-восточном (*I*) и юго-западном (*II*) склонах.

ТАБЛИЦА 1

Динамика листовой массы (в кг) и расхода воды на транспирацию (мм) одним модельным деревом по месяцам вегетационного сезона

Растение	Листовая масса (в кг)					
	V	VI	VII	VIII	IX	X
	Северо-Восточный склон					
Juglans regia	32.00	38.67	46.71	33.75	31.61	20.00
Prunus sogdiana	0.80	0.94	0.70	0.70	0.70	0.60
Crataegus turkestanica	2.00	1.70	1.65	1.20	0.78	0.50
	Юго-западный склон					
Juglans regia	51.00	53.48	62.18	58.08	53.40	50.70
Prunus sogdiana	2.70	2.20	1.60	1.50	1.40	0.35
Crataegus turkestanica	2.10	3.00	3.00	0.88	0.60	0.60

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Растения	Расход на транспирацию (в мм)						
	V	VI	VII	VIII	IX	X	за сезон
	Северо-Восточный склон						
Juglans regia	0.544	0.627	0.767	0.672	0.408	0.071	3.089
Prunus sogdiana	0.012	0.022	0.021	0.015	0.010	0.003	0.083
Crataegus turkestanica	0.034	0.044	0.051	0.028	0.023	0.004	0.184
	Юго-Западный склон						
Juglans regia	1.418	1.647	1.990	1.829	0.944	0.310	8.138
Prunus sogdiana	0.052	0.109	0.060	0.044	0.021	0.002	0.288
Crataegus turkestanica	0.059	0.157	0.071	0.035	0.011	0.004	0.337

ТАБЛИЦА 2

Динамика общего транспирационного расхода воды сообществами и запаса почвенной влаги

Участки	Растения	Число стволов на 1 га	Транспирационный расход (в мм)						
			май	июнь	июль	август	сентябрь	октябрь	за сезон
Мятликовый орешник, северо-восточный склон	*Juglans regia*	120	65.28	75.24	92.04	80.64	48.96	8.52	370.68
	Prunus sogdiana	400	4.80	8.80	8.40	6.00	4.00	1.20	33.20
	Crataegus turkestanica	400	13.60	17.60	20.40	11.20	9.20	1.60	73.60
	Травяной покров	—	31.39	27.53	2.80	1.23	1.00	0.16	64.11
	Итого	—	115.07	129.17	123.64	99.01	63.16	11.48	541.59
	Продуктивная влага в (в мм) в гор. 0—200 см	—	408.9	325.6	202.0	124.9	75.0	73.7	—
Разнотравный ячменник с одиночными деревьями ореха, алычи, боярышника; юго-западный склон	*Juglans regia*	20	28.36	32.94	39.80	36.58	18.88	6.20	162.76
	Prunus sogdiana	220	11.44	23.98	13.20	9.68	4.62	0.44	63.36
	Crataegus turkestanica	140	8.26	21.98	9.94	4.90	1.54	0.56	47.18
	Травяной покров	—	9.02	10.40	8.18	21.10	17.51	2.12	68.33
	Итого	—	57.08	89.30	71.12	72.26	42.55	9.32	341.63
	Продуктивная влага (в мм) в гор. 0—200 см	—	357.2	218.4	151.5	87.9	51.96	69.8	—

ния. Такое же явление отмечал М. И. Матвеев (1953) у плодовых пород на богаре Таджикистана и объяснил это иссушением корнеобитаемого слоя почвы в результате активной транспирации.

В связи с тем, что интенсивность транспирации у алычи в наиболее жаркий период снижается, содержание влаги в листьях за вегетацию понижается меньше, чем у ореха: с 75.8% в мае до 68.0% к 1 сентября на северо-восточном и с 68.6 до 62.3% на юго-западном склонах. Таким образом, у алычи содержание влаги в листьях за сезон снижается на северо-восточном склоне на 8%, в то время как у ореха на 13%, а на юго-западном только на 5.3%, в то время как у ореха на 10%. Дневной дефицит у алычи не превышает 6% на северо-восточном и 10% на юго-западном склонах.

Боярышник туркестанский *Crataegus turkestanica*. Так же как и у алычи, у боярышника туркестанского интенсивность транспирации достигает наивысших величин в первую половину дня (9—11 часов) даже в весенний период, при оптимальной влажности почв. Это совпадает с часами наибольшей интенсивности освещения, в то время как температура воздуха достигает максимума позже, в 13 часов (рис. 3). На северо-восточном склоне среднедневная интенсивность транспирации почти вдвое ниже, чем на юго-западном. На первом из них она нарастает от 0.34 г/г в час в мае до 0.84 г/г в час в начале июля, затем постепенно снижается до осени, на втором же увеличение происходит от 0.70 г/г в час в мае до 1.50 г/г в час в июле, а затем наблюдается резкое снижение до 0.51 г/г в час к началу сентября.

В листьях боярышника туркестанского содержится меньше влаги, чем в листьях ореха грецкого и алычи. Содержание влаги в течение вегетационного сезона падает от 61.6 до 54.2% на северо-восточном и от 60.7 до 53.2% на юго-западном склоне. Дневной дефицит здесь также выше, чем у ореха и алычи — 8.5% на северо-восточном и 13% на юго-западном склоне.

Как известно, расход воды сообществом зависит от интенсивности транспирации и от величины транспирирующей массы эдификаторов. Нами определялись сезонная динамика листовой массы и расход воды на транспирацию одним средним модельным деревом, данные приведены в табл. 1. Из этой таблицы видно, что модельные деревья южных склонов расходуют больше воды, чем деревья северных склонов. Однако общий транспирационный расход воды всем сообществом значительно выше в мятликовом орешнике; это происходит за счет плотности древостоя грецкого ореха (табл. 2). При расчете расхода воды сообществом учтен также транспирационный расход травяного яруса; кустарники встречаются единично и поэтому во внимание не принимались.

Сравнение запаса почвенной влаги с ее расходом на транспирацию позволяет судить о водообеспеченности участков. К концу лета — в августе и сентябре — запас продуктивной влаги в корнеобитаемом горизонте почти равен ее расходу на транспирацию. Следовательно, на обоих участках в этот период создаются напряженные условия водоснабжения.

Весенний запас влаги в почвах южного склона несколько ниже, чем на северном склоне. Это следует учитывать при лесонасаждениях на южных склонах, тем более что интенсивность транспирации там более высокая.

Литература

Бейдеман И. Н. (1956). К методике изучения водного режима растений. Бот. журн., 2. — Бейдеман И. Н., З. Г. Беспалова и А. Т. Рахманина. (1962). Эколого-геоботанические и агромелиоративные исследования в Кура-Араксинской низменности Закавказья. — Верник Р. С. (1961а). Влияние экологических факторов на естественное возобновление грецкого ореха в лесах Бостандыкского района. Узбекск. биолог. журн., 2. — Верник Р. С. (1961б). Экологические условия произрастания орехово-плодовых лесов в Бостандыкском районе Узбекистана. Бот. журн., 12. — Верник Р. С. и Ш. Камалов. (1960). Ореховые леса урочища Кайнарсай Бостандыкского района. Узбекск. биолог. журн., 1. — Глазовская М. А. (1956). Почвы Бостандыкского района. В сб.: Природа и хозяйственные условия горной части Бостандыка. — Иванов Л. А., А. А. Силина и Ю. Л. Цельникер. (1950). О методике быстрого взвешивания. Бот. журн., 2. — Иванов Л. А., А. А. Силина и Ю. Л. Цельникер. (1952). О транспирации полезащитных пород в условиях Деркульской степи. Бот. журн., 2. — Иванов Л. А., А. А. Силина и Ю. Л. Цельникер. (1953). О транспирации полезащитных полос. Бот. журн., 2. — Лю Цзинь-хэ. (1962). Водный режим некоторых древесных растений в связи с интродукцией. Тр. Бот. инст. АН СССР, серия VI, Экспериментальная ботаника, 15. — Максимов Н. А. (1952). Водный режим и засухоустойчивость растений. В сб.: Избранные работы по засухоустойчивости, I. — Матвеев М. И. (1947). К вопросу о водном режиме грецкого ореха. Сообщ. Таджикск. фил. АН СССР, II. — Матвеев М. И. (1951). К познанию экологических групп древесной растительности горного Таджикистана. Тр. Таджикск. фил. АН СССР, 18. — Матвеев М. И. (1953). Водный режим некоторых древесных растений Таджикистана. Тр. АН ТаджССР, X. — Озол А. М., Е. И. Хорьков. (1958). Грецкий орех, его интродукция и акклиматизация. — Рахманина К. П. (1962). Водный режим эдификаторов некоторых типов древесной растительности ущелья Кондара. Тр. АН ТаджССР, I, Физиология древесных растений Таджикистана.

Институт ботаники
Академии наук Узбекской ССР,
Ташкент.

(Получено 2 VII 1965).

УДК 581.148 : 632.112

Л. А. Филиппов

ПРЕЖДЕВРЕМЕННЫЙ ЛИСТОПАД И ОЖОГИ ЛИСТЬЕВ У ДЕРЕВЬЕВ И КУСТАРНИКОВ ПРИ ЗАСУХЕ

L. A. FILIPPOV. THE FIRE BLIGHTING AND THE PREMATURE SHEDDING OF LEAVES IN TREES AND SHRUBS, CAUSED BY DROUGHT

Одной из давно известных реакций древесных и кустарниковых растений на засуху является ожог листьев. Наряду с этим многими исследователями отмечалось, что при почвенной и атмосферной засухе у древесных растений преждевременно опадают листья (Еремеев, 1959; Троицкая, 1959; Цельникер, 1960, и др.). Преждевременное опадение листьев в засушливых условиях отмечалось также и у плодовых растений Чендлером (1935), Н. В. Ковалевым и К. С. Глущенко (1957), Г. Н. Еремеевым (1959) и нами в неорошаемых садах Молдавии (Филиппов, 1962). При этом мы установили высокую степень зависимости между нарушениями водного режима плодовых деревьев, с одной стороны, и преждевременным листопадом — с другой. Наряду с этим нами были отмечены значительные различия между сортами яблони по их устойчивости к преждевременному листопаду в условиях засухи.

Аналогичные явления мы обнаружили и в отношении ряда видов древесных и кустарниковых растений, произрастающих в засушливых условиях. Такие широко распространенные в южных районах виды, как клен американский, тополь канадский, ясень пенсильванский, вяз шершавый и некоторые другие, в засушливые годы начинают сбрасывать листья в августе и почти полностью оголяются задолго до естественного листопада. Между тем у этих же видов древесных растений, произрастающих в пониженных местах с неглубоким залеганием грунтовых вод, а также на орошаемых участках, листопад происходит в обычные сроки осенью. Однако некоторые виды древесных растений являются устойчивыми к преждевременному листопаду и не сбрасывают листья в условиях самой жестокой засухи.

Мы попытались выяснить степень нарушения водного режима у различных по устойчивости видов тополя в зависимости от степени преждевременного листопада. Такая возможность представилась нам в одной из садозащитных полос на территории Молдавского научно-исследовательского института садоводства, виноградарства и виноделия. Двухрядная садозащитная полоса посадки 1952 г. расположена поперек средней части склона и состоит из четырех видов тополя: канадского, пирамидального, лавролистного и серого. У первых двух видов ежегодно отмечается массовое преждевременное опадение листьев, обычно во второй половине августа после наступления жаркой и сухой погоды. Однако у отдельных деревьев в микропонижениях преждевременный листопад наступает позднее, либо совсем не проявляется.

В начале сентября 1962 г. мы провели оценку водного режима деревьев в зависимости от степени преждевременного листопада. Определялась концентрация клеточного сока листьев при помощи полевого рефрактометра и содержание воды в них высушиванием до постоянного веса. Определения концентрации проводились в 10—12 час. у трех типичных деревьев в каждом случае. Повторность определений по каждому дереву 4—6-кратная. Содержание воды в листьях определялось в каждой группе у одного дерева при 4-кратной повторности. Листья отбирались с укороченных побегов на периферии хорошо освещенной части кроны нижнего яруса. Результаты приводятся в таблице.

Степень преждевременного опадения листьев у различных по устойчивости видов тополя в зависимости от состояния их водного режима

Виды тополя	Общее состояние деревьев	Концентрация клеточного сока листьев (в %)	Содержание воды в листьях (в % к сухому весу)
Пирамидальный	Опало 90—95% листьев	25.8	58.9
	Без листопада	19.5	61.4
Канадский	Опало 90—95% листьев	27.0	59.2
	Без листопада	24.8	—
Лавролистный	Опало 70—80% листьев	34.2	51.9
	Без листопада	28.6	55.9
Серый	» »	28.2	55.0

Данные таблицы показывают, что, как правило, у деревьев, отличающихся массовым опадением листьев, концентрация клеточного сока была значительно выше, а содержание воды меньшим, нежели у деревьев, произраставших в микропонижениях и не имевших листопада. Наряду с этим преждевременный листопад у тополя пирамидального и канадского наступает при высокой концентрации клеточного сока и при более высокой оводненности их листьев, чем у лавролистного и серого. Таким образом, у видов тополя, как и у сортов яблони, мы обнаруживаем большие различия в засухоустойчивости. Эти факты послужили нам основанием для сравнительной оценки ряда видов древесных и кустарниковых растений по их устойчивости против засухи.

Оценка устойчивости против засухи произведена нами по данным обследований зеленых насаждений Кишинева, Тирасполя и других городов и населенных пунктов Молдавии в 1961 и 1962 гг., Евпатории, Херсона и их предместий в 1961 г., Одессы и ее предместий в 1962 г., а также в полезащитных и придорожных лесополосах этих районов. Обследования проводились в основном в августе и сентябре, т. е. в период, когда реакция древесных растений на засуху бывает особенно четко выраженной.

Погодные условия этих лет, характеризующиеся засушливостью второй половины вегетационного периода, были типичными для южных районов. В районах Евпатории и Херсона при отсутствии осадков в июне—августе 1961 г. засуха была наиболее жестокой; она сопровождалась особенно сильным преждевременным листопадом начиная с августа.

Тщательно анализируя результаты обследований, с учетом гидрологических условий мест произрастания и степени проявления засухи, мы обнаружили одинаковое поведение одних и тех же видов древесных и кустарниковых растений, однотипное проявление их устойчивости к преждевременному листопаду в различных районах. Более того, нами обнаружена аналогичная реакция тех же видов древесных и кустарниковых растений на засуху в молодом возрасте в питомниках трестов озеленения Кишинева и Евпатории, где при одинаковых гидрологических условиях различия отдельных видов проявлялись особенно четко.

Приводим список, в котором изученные нами древесные и кустарниковые растения сгруппированы по степени устойчивости их к засухе и преждевременному листопаду.

Слабоустойчивые породы

Клен американский или зеленый — *Acer negundo* L.
Вяз шершавый — *Ulmus scabra* Mill.
Смородина золотая — *Ribes aureum* Pursh.
Акация желтая — *Caragana arborescens* Lam.
Тополь канадский — *Populus deltoides* March.
Тополь черный — *P. nigra* L.
Ясень пенсильванский — *Fraxinus pennsylvanica* March.
Тополь пирамидальный — *Populus pyramidalis* Rozier

Среднеустойчивые породы

Вяз листоватый — *Ulmus foliacea* Gilib.
Катальпа бигнониевидная — *Catalpa bignonioides* Walt.
Бирючина обыкновенная — *Ligustrum vulgare* L.
Платан кленолистный — *Platanus acerfolia* Willd.
Липа крупнолистная — *Tilia platyphyllos* Scop.
Липа войлочная — *T. tomentosa* Moench
Клен остролистный — *Acer platanoides* L.
Тополь Болле — *Populus bolleana* Lauche
Тополь лавролистный — *P. laurifolia* Ledeb.
Ясень зеленый — *Fraxinus lanceolata* Borkh.

Высокоустойчивые породы

Тополь белый — *Populus alba* L.
Клен полевой — *Acer campestre* L.
Клен монпелийский — *A. monspessulanum* L.
Боярышник одноцестичный — *Crataegus monogyna* Jacq.
Акация белая — *Robinia pseudoacacia* L.
Акация белая, пирамидальная — *R. p.*, f. *pyramidalis* Rehd.
Акация белая, шаровидная — *R. p.*, f. *umbraculifera* Rehd.
Гледичия обыкновенная — *Gleditschia triacanthos* L.
Клен явор — *Acer pseudoplatanus* L.
Вяз листоватый, шаровидный — *Ulmus foliacea*, f. *umbraculifera* Trautv.
Вяз перистоветвистый — *U. pinnato-ramosa* Dieckex Koehne
Маклюра оранжевая — *Maclura aurantiaca* Nutt.

Чрезвычайно устойчивые породы

Шелковица белая и черная — *Morus alba* L., *M. nigra* L.
Ясень обыкновенный — *Fraxinus excelsior* L.
Магалебка — *Padus mahaleb* Borkh.

Альбиция ленкоранская — *Albizzia julibrassin* Durazz.
Айлант высокий — *Ailanthus altissima* Swingl.
Спирея Вангутта — *Spiraea vanhouttei* Zbl.
Жимолость душистая — *Lonicera fragrantissima* Lindl. et Paxt.
Кельрейтерия метельчатая — *Koelreuteria paniculata* Laxm.
Лох узколистный — *Elaeagnus angustifolia* L.
Сирень обыкновенная — *Syringa vulgaris* L.
Дуб черешчатый — *Quercus robur* L.
Софора японская — *Sophora japonica* L.
Скумпия — *Cotinus coggygria* Scop.
Тамариск четырехтычинковый — *Tamarix tetrandra* Pall.

У группы деревьев и кустарников, среднеустойчивых против засухи, преждевременный листопад в насаждениях Молдавии наблюдается очень редко. Однако в более засушливых условиях Евпатории и Херсона в 1961 г. мы отметили массовый листопад во второй половине августа и начале сентября не только у видов этой группы, но даже у таких относительно устойчивых видов, как акация белая и гледичия. У чрезвычайно устойчивых видов в самых засушливых условиях преждевременный листопад наблюдается в исключительно редких случаях. В питомниках на фоне оголенных саженцев слабо- и среднеустойчивых видов эти растения контрастно выделялись интенсивно зеленой окраской листьев без каких-либо признаков начинающегося листопада. В зеленых насаждениях городов и поселков породы из группы чрезвычайно устойчивых видов сохраняют листовой аппарат до глубокой осени, отличаясь хорошим декоративным состоянием. Высокими достоинствами в этом отношении отличаются распространенные в насаждениях софора японская, ясень обыкновенный, сирень обыкновенная, кельрейтерия метельчатая, вязы перистоветвистый и шаровидный, акация белая шаровидная. Разумеется, виды, сохраняющие листья при засухе, заслуживают предпочтение при создании зеленых насаждений в засушливых районах.

Преждевременному листопаду у видов, слабоустойчивых против засухи, обычно предшествует внезапное массовое пожелтение листьев. Оно наблюдается через 2—3 дня после наступления атмосферной засухи. Очевидно, что в условиях почвенной засухи действие высокой температуры сопровождается глубокими необратимыми нарушениями функции обмена и накоплением в тканях листьев веществ, под влиянием которых происходит быстрое разрушение хлорофилла и образонание отделительного слоя у основания черешков листьев. Есть основания полагать (Альтергот, 1937, 1963; Петинов и Молотковский, 1956, 1961; Курсанов, 1960), что одним из таких продуктов нарушенного обмена веществ у древесных растений является аммиак.

Устойчивость различных видов к засухе определяется рядом биологических и физиологических особенностей. Одной из таких особенностей, как показали Н. С. Петинов и Ю. Г. Молотковский (1957, 1961), является способность растений связывать аммиак, образующийся в их тканях под влиянием засухи. Однако при этом нельзя отрицать влияния и других факторов.

Ожоги листьев в виде краевого некроза при засухе бывают у значительно меньшего количества видов, чем преждевременный листопад. Очень сильные ожоги листьев в засушливых условиях обследуемых нами районов наблюдались у каштана конского и клена остролистного и несколько в меньшей степени у вяза шершавого, липы крупнолистной и платана. У первых двух видов во многих случаях ожогами поражались почти все листья по всей кроне, однако засохшие листья продолжительное время оставались на деревьях. Эти повреждения также наблюдались в периоды жаркой и сухой погоды. Между тем в условиях благоприятного гидрологического режима ожоги листьев у этих видов растений не наблюдались. Каштан конский и клен остролистный являются породами столь же высоко требовательными к водному фактору, как и группа слабоустойчивых видов к преждевременному листопаду.

Ожоги листьев, в соответствии с работами П. А. Генкеля и его сотрудников (1960), можно рассматривать как следствие необратимой коагуляции белков протоплазмы под воздействием высокой температуры в условиях почвенной засухи. Появление ожогов сначала на краях листовых пластинок соответствует известному градиенту нарастания водного дефицита от центральной жилки к периферии листа (Slavik, 1959).

Таким образом, преждевременный листопад и ожоги листьев являются характерными реакциями древесных и кустарниковых растений на почвенную и атмосферную засуху. Раннее повреждение листового аппарата многолетних растений отрицательно сказывается на накоплении запасных питательных веществ в их тканях, столь необходимых для роста побегов и формирования листового аппарата в следующем году. Это наблюдалось нами у молодых деревьев тополя пирамидального и каштана конского, у которых после раннего опадения и ожогов листьев рост побегов весной в следующем году резко замедлялся.

В заключение выражаю искреннюю благодарность дендрологу С. Г. Астафьеву за содействие и помощь в выполнении настоящей работы.

Литература

Альтергот В. Ф. (1937). Самоотравление растительной клетки при высоких температурах как результат необратимого хода биохимических процессов. Тр. Инст. физиолог. раст. АН СССР, 1, 2. — Альтергот В. Ф. (1963). Действие повышенных температур на растения. ИАН СССР (серия биолог.), 1. — Генкель П. А. (1960). Современное состояние проблемы засухоустойчивости растений. В кн.: Физиология устойчивости растений : 385—401. — Еремеев Г. Н. (1959). Материалы по водному режиму и стойкости к засушливым условиям некоторых древесных растений. (Краткие итоги работ по физиологии и биохимии растений за 1957—1958 гг.). Тр. Никитск. бот. сада, 30.— Ковалев Н. В. и К. С. Глущенко. (1957). Вопросы водного режима древесных плодовых растений. В кн.: Биологические основы орошаемого земледелия : 182—185. — Курсанов А. Л. (1960). Взаимосвязь физиологических процессов в растении. Тимирязевское чтение 3 VI 1959. — Петинов Н. С. и Ю. Г. Молотковский. (1956). К вопросу о физиологической сущности жароустойчивости некоторых культурных растений. Физиолог. раст., 3. — Петинов Н. С. и Ю. Г. Молотковский. (1957). Защитные реакции жароустойчивых растений при действии высоких температур. Физиолог. раст., 4. — Петинов Н. С. и Ю. Г. Молотковский. (1961). Защитные процессы жароустойчивых растений. В кн.: Водный режим растений в засушливых районах СССР : 192—209. — Троицкая О. В. (1959). Типы водного режима древесно-кустарниковых пород в условиях Центрального Казахстана. Тез. докл. конференц. по физиолог. устойчивости растений: 141—143. — Филиппов Л. А. (1962). Реакция сортов яблони на засуху в условиях Молдавии. Бот. журн., 6. — Цельникер Ю. Л. (1960). Пути приспособления древесных пород к перенесению засухи в условиях степи. В кн.: Физиология устойчивости растений : 450—453. — Чендлер У. Х. (1935). Плодоводство. — Slavik B. (1959). Gradients of osmotic pressure of cell sap in the area of one blade. Biol. Plant (Praha), 1 (1).

Сочинская опытная станция
субтропических и южных плодовых культур.

(Получено 27 V 1965).

УДК 581.45 : 582.542.1

Е. Н. Пояркова

АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ЛИСТЬЕВ МЯТЛИКОВ *POA* L. ФЛОРЫ УССР

С 3 рисунками

E. N. POYARKOVA. THE ANATOMICAL STRUCTURE OF LEAVES IN THE MEADOW-GRASS (*POA* L. SPECIES) INDIGENOUS TO THE UKRAINIAN SSR.

Анатомические исследования нередко помогают систематике в решении затруднительных вопросов, а иногда и вносят коррективы в выводы, сделанные лишь на основании морфологических исследований (Александрова, 1954; Skalinska, 1954, и др.). Интерес к изучению анатомии злаков возрос со времени выхода в свет работы Н. П. Авдулова (1931), в которой автор использует в целях систематики злаков такие признаки, как число хромосом, анатомическое строение листьев, характер крахмальных зерен и т. д.

Мы исследовали анатомическое строение листовых пластинок у видов *Poa* L. флоры УССР. Анатомическое исследование мятликов было предпринято нами в связи с критическим пересмотром рода *Poa* в рамках флоры УССР.

Сведения об анатомическом строении листьев мятликов мы находим в классическом исследовании Дюваль-Жува (Duval-Jouve, 1875), им исследованы листья мятлика однолетнего (*Poa annua* L.) и мятлика обыкновенного (*Poa trivialis* L.). Льютон Брэйн (Lewton Brain, 1904) рассмотрел строение листьев у нескольких видов *Poa*, но работа эта выполнена на невысоком уровне, и автор ее приходит к необоснованному выводу об отсутствии видовых признаков в анатомическом строении листьев злаков. Вывод этот опровергается последующими исследованиями по анатомии злаков: работой Лохаусса (Lohauss, 1905), статьей Вуколова (Vukolov, 1929 г.), специально посвященной мятликам, работой Берра и Тернер (Burr a. Turner, 1933), содержащей ключ для определения родов и видов британских кормовых злаков по анатомическим признакам, и т. д. Следует также отметить анатомические исследования по мятликам Ирасека (Jirásek, 1935) и А. Г. Константиновой (1960); последняя работа, выполненная на материале, собранном на территории Украины, содержит исследование 5 видов *Poa*.

В обстоятельном труде по анатомии злаков Меткафа (Metcalfe, 1960) собраны воедино литературные сведения по анатомии злаков (в том числе мятликов); сам автор к этим сведениям почти ничего не добавляет.

В названных нами работах исследованы главным образом наиболее широко распространенные виды *Poa*: *P. annua* L., *P. pratensis* L., *P. angustifolia* L., *P. nemoralis* L. и некоторые другие. В целом исследованиями охвачены 12 видов из числа 24, входящих в состав флоры УССР (Пояркова, 1963).

Нами исследовано анатомическое строение листьев всех мятликов, произрастающих на Украине. Рассматривались листья генеративных и вегетативных побегов;

в обоих случаях для исследования брался второй лист сверху, срез производился в средней части пластинки. Срезы окрашивались сафранином, затем помещались в глицерин. Схема строения листа зарисовывалась при увеличении микроскопом в 56 раз, строение средней жилки — при увеличении микроскопом в 120 раз. Рисунки выполнялись с помощью рисовального аппарата РА-4.

В результате наших исследований выяснилось, что анатомическое строение листовой пластинки у мятликов слабо варьирует в пределах вида. Вместе с тем разница между отдельными, даже близкими видами обыкновенно выражена достаточно отчетливо. Для различения мятликов по анатомическому строению листьев следует использовать такие признаки:

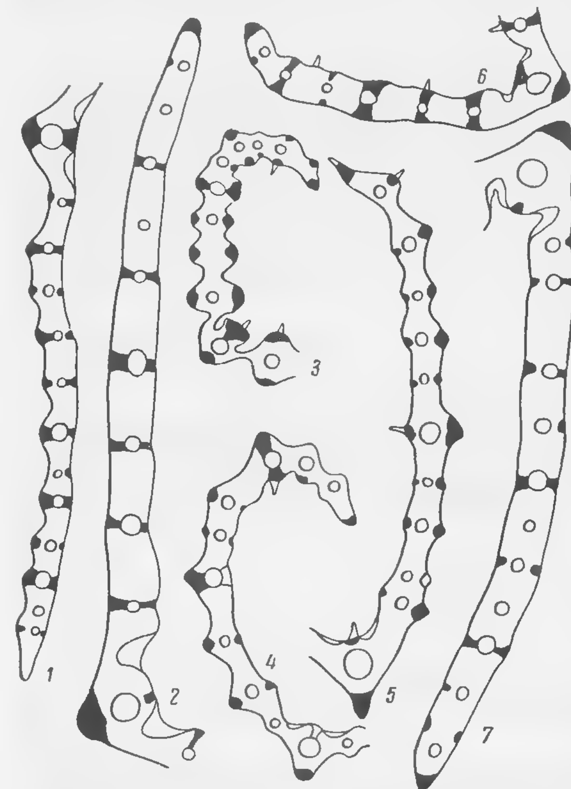


Рис. 1. Схемы строения листовых пластинок мятликов на поперечном разрезе.

1 — Poa palustris; 2 — P. pratensis; 3 — P. sterilis; 4 — P. versicolor; 5 — P. trivialis; 6 — P. taurica; 7 — P. compressa. Черным обозначены участки склеренхимы.

1) форму пластинки на поперечном разрезе; у мятликов она бывает не утолщена по жилкам (рис. 1, *2*, *7*), утолщена только с нижней стороны (рис. 1, *1*) или с обеих сторон; если она утолщается с обеих сторон, то лист на разрезе приобретает характерную четковидную форму, что особенно хорошо заметно у *Poa sterilis* M. B. (рис. 1, *3*);

2) форму киля на разрезе, которая может быть полукруглой, как у *Poa palustris* L. (рис. 2, *1*) и *P. bulbosa* L. (рис. 2, *5*), треугольной, как у *P. compressa* L. (рис. 2, *2*) и *P. granitica* Br.-Bl. (рис. 2, *4*) или клиновидной, как у *P. remota* Fors. (рис. 2, *3*);

3) размеры и степень погружения в лист «моторных» клеток; очень крупные моторные клетки мы видим, например, у *Poa remota* (рис. 2, *3*), средних размеров и слабо погруженные — у *P. granitica* (рис. 2, *4*), совсем мелкие у *P. bulbosa* (рис. 2, *5*);

4) преобладающий тип боковых жилок и его сочетание с жилками других типов;[1] по преобладающему типу жилок в листовых пластинках мятлики делятся на 2 группы: в одной жилки III типа преобладают (рис. 1, *3*, *4*, *5*), в другой единичны или отсутствуют; преобладают в этом случае крупные жилки I и II типа, чередующиеся с мелкими жилками V и VI типа (рис. 1, *1*, *2*, *6*, *7*);

5) тип средней жилки (ср. рис. 2, *1*, *3*, *4*).

Количество жилок в листе диагностическим признаком служить не может, так как оно очень изменчиво в пределах вида.

Помимо перечисленных нами признаков, служащих основными для различения видов, в некоторых случаях можно использовать как диагностические признаки наличие или отсутствие паренхимного влагалища и бесцветной паренхимы, размеры и форму краевых участков склеренхимы, а также количество склеренхимы в киле. Последний признак иногда позволяет различить близкие виды: например *Poa angustifolia* имеет небольшой участок склеренхимы в киле, состоящий из двух рядов клеток, у *P. pratensis* в киле — крупный многорядный участок склеренхимы (рис. 2, *6* и *7*).

Изучение анатомического строения листьев мятликов позволяет нам сделать некоторые заключения систематического характера. Так, например, оно не подтверждает видовой самостоятельности *Poa podolica* Błocki и *Poa polonica* Błocki и свидетельствует о правильности их слияния с *Poa versicolor* Bess. (Клоков, 1950; Пояркова, 1963).

Анатомическое изучение подтвердило также систематическую неоднородность вида *Poa sterilis* M. B., о чем писалось уже неоднократно (Лавренко, 1940; Прокудин, 1951). Образцы вида, выделенного нами под названием *Poa taurica* H. Pojark. (Пояркова, 1963), резко отличаются по своему анатомическому строению от типичного *Poa sterilis* M. B. (ср. рис. 1, *3* и *6*).

[1] Вуколов (1929 г.) разделил жилки мятликов на 6 типов в зависимости от размещения сопровождающей их склеренхимы (рис. 3). Пользование этой классификацией очень облегчает описание анатомического строения листьев, и мы применяем ее в своей работе.

Изучение анатомического строения видов из секции *Stenopoa* Dum. свидетельствует о неоднородности этой секции. Входящие в нее виды делятся на 2 группы: одна из них, включающая *Poa nemoralis*, *P. palustris*, *P. balfourii* Parn. и *P. taurica*, характе-



Рис. 2. Схемы строения средней жилки в листовых пластинках мятликов на поперечном разрезе.

1 — Poa palustris; 2 — P. compressa; 3 — P. remota; 4 — P. granitica; 5 — P. bulbosa; 6 — P. angustifolia; 7 — P. pratensis.

ризуется отсутствием проводящих пучков III типа, в другой группе — *Poa sterilis*, *P. versicolor* и *Poa stepposa* (Kryl.) Roshev. — преобладают проводящие пучки III типа.

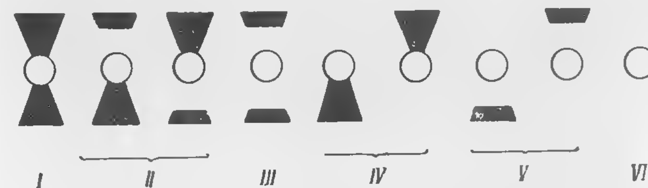


Рис. 3. Типы жилок (I—VI) в листьях мятликов по Вуколову.

Объяснение в тексте.

Быть может, целесообразно было бы выделить по признаку строения листьев 2 подсекции внутри секции *Stenopoa* Dum.

В целом результаты нашего исследования свидетельствуют о важности применения анатомического изучения листьев в целях систематики и диагностики видов.

Литература

Авдулов Н. П. (1931). Карио-систематическое исследование семейства Злаков. — Александрова Л. А. (1954). Систематическое положение родов *Neyraudia* Hook. и *Thysanolaena* Nees. сем. *Gramineae* по данным сравнительной анатомии. Бот. журн., 6. — Клоков М. В. (1950). Новые украинские злаки. Ботанические материалы гербария Бот. инст. АН СССР, XII. — Константинова А. Г. (1960). Анатомічні особливості деяких видів р. Тонконіг (*Poa* L.) української флори. Українськ. ботанічн. журн., 17, 1. — Лавренко Е. М. (1940). Сем. Злаков во «Флоре УССР», II. — Пояркова Е. Н. (1963). Итоги критического изучения мятликов украинской флоры. Тр. Н.-и. инст. биологии и биофакультета Харьковск. гос. унив., 37. — Прокудин Ю. Н. (1951). Злаки. В кн. Е. В. Вульфа «Флора

Крыма», I, 4. — Burr S. a. D. M. Turner. (1933). British economic Grasses. Their identification by the leaf anatomy. — Duval-Jouve J. (1875). Histotaxie des feuilles des Graminées. Annales des Sciences Naturelles, sér. VI, I. — Jirásek V. (1935). The contribution to the studies of the anatomic character of the section of the leafblade by the genus *Poa* L. with special reference to the *P. badensis* Haenke. Bulletin international de l'Académie des Sciences de Bohême. — Brain L. (1904). On the anatomy of the leaves of British grasses. Transact. of the Lin. Soc. of London, ser. II, 6. — Lohanss K. (1905). Der anatomische Bau der Laubblätter der Festucacean und dessen Bedeutung für die Systematik. — Metcalfe C. R. (1960). Anatomy of the Monocotyledons. I. *Gramineae*. — Skalinska M. (1954). The Origin of *Poa granitica* Br.-Bl. and related viviparous form, occuring endemically in the Tatra. Rapp. et communs. Huitieme Congr. Intern. Bot., Paris, sect. 9—10.

Харьковский государственный университет.

(Получено 25 I 1965).

УДК 581.46 : 582.542.1

И. В. Коваль

О СТЕПЕНИ ПЛАСТИЧНОСТИ ОСНОВНОЙ ЩЕТИНКИ У ЯЧМЕНЯ

С 4 рисунками

I. V. KOVALJ ON THE DEGREE OF PLASTICITY OF THE BASAL BRISTLE IN BARLEY (*HORDEUM* L.)

Колоски у ячменя, как правило, одноцветковые. Но некоторые авторы (Куперман, 1950) отмечают возможность формирования второго цветка в колоске за счет развития так называемой основной щетинки, обычно расположенной у основания верхней цветковой чешуи, которая плотно облегает зерновку с ее брюшной стороны. Следует отметить, что особенностью зерновок ячменя является то, что в фазе восковой спелости они у большинства форм срастаются с окружающими их цветочными чешуйками.



Рис. 1. Нормально развитая войлочная (*слева*) и волосистая (*справа*) основные щетинки ячменя.

Основная щетинка представляет собой недоразвитый колосковый стержень и в общей литературе по злакам обычно называется «рудиментом оси колоска».

Основную щетинку принято считать одним из надежных сортовых признаков ячменя. По основной щетинке все сорта ячменя делятся на 2 большие группы.

1. Сорта с волосистой щетинкой, покрытой длинными, хорошо заметными невооруженным глазом волосками (рис. 1, *правая зерновка*).

2. Сорта с войлочной щетинкой, которая покрыта едва заметными короткими волосками или кажется гладкой (рис. 1, *левая зерновка*).

Для получения гибридов озимого ячменя на Черновицкой государственной сельскохозяйственной опытной станции проводились многочисленные скрещивания. Для этого из цветков материнских колосьев озимого ячменя удаляли все пыльники



Рис. 2. Удвоенные основные щетинки ячменя.



Рис. 3. Неопушенные (голые) основные щетинки ячменя.

Влияние пыльцы ржи и пыльцы других сортов на проявление аномалий основной щетинки у ячменя

Происхождение зерновок	Количество просмотренных зерновок	Из них имели аномальную основную щетинку	
		количество зерновок	в % к общему числу зерновок
Получены от опыления озимого ячменя рожью	141408	186	0.13
Межсортовые гибриды озимого ячменя	26705	10	0.037
Родительские сорта озимого ячменя	6066	0	0.0

до их созревания и колосья помещали под пергаментный изолятор. Затем через 2—3 дня на рыльца кастрированных цветков наносили пыльцу отцовского сорта озимого ячменя или озимой ржи.

При анализе зрелых зерновок межсортовых гибридов ячменя и гибридных зерновок, полученных от опыления прокастрированных цветков озимого ячменя пыльцой ржи, было замечено большое число основных щетинок с нетипичным, аномальным строением. Анализировались зерновки гибридов второго и третьего поколений. Наиболее часто встречались аномалии основной щетинки у гибридов ячменя, полученных от опыления пыльцой ржи. Из общего числа просмотренных 141 408 зерновок 186 зерновок, или 0.13%, имели аномальную основную щетинку. У межсортовых гибридов озимого ячменя такие отклонения встречались почти в 4 раза реже, у зерновок же родительских сортов ячменя аномалии в строении основной щетинки не встречались совсем (см. таблицу).

Рис. 4. Основная щетинка ячменя с 2 опушенными и 2 неопушенными отростками.

Все аномалии основной щетинки можно объединить в 2 основные группы.

1. Удвоенная основная щетинка, нормально или слабо развитая, одинаковой или неодинаковой длины (рис. 2). В этой группе преобладают удвоенные, сросшиеся только у основания щетинки неодинаковой длины. Реже всего (в четырех случаях) встречались основные щетинки неодинаковой длины, сросшиеся по всей длине. Удвоенная основная щетинка описана в 119 случаях, что составляет 60.7% от общего числа аномальных основных щетинок.

2. Неопушенная основная щетинка, нормально, слабо или сильно развитая, по длине почти равная зерновке (рис. 3). В этой группе встречаются основные щетинки сильно расширенные, спирально закрученные, щетинки с несколькими отростками в верхней части. Всего неопушенных (голых) основных щетинок описано 74 штуки, что составляет 37.6% от всех аномальных основных щетинок. При этом чаще всего встречалась неопушенная основная щетинка нормальной величины с волосками у основания (рис. 3, *крайняя зерновка справа*).

Кроме этих двух групп, описаны 2 слабо развитые основные щетинки, имеющие 4 отростка, 2 из которых волосистые, а 2 других голые (рис. 4).

Таким образом, под влиянием пыльцы других сортов и видов у ячменя могут наблюдаться отклонения от типичного строения основной щетинки, которые проявляются в увеличении количества щетинок у основания верхней цветочной чешуи или же в изменении их строения.

Литература

Бахтеев Ф. Х. (1947). Руководство по апробации сельскохозяйственных культур I. — Грамолин Б. А. (1941). Изменения генеративных органов ячменя в результате гибридизации и воспитания. Яровизация, 2. — Куперман Ф. М. (1950). Развитие многоцветковости колосков у ячменя. Докл. ВАСХНИЛ, 10. — Модилевский Я. С., П. Ф. Оксиюк, М. И. Худяк, Л. К. Дзюбенко, Р. А. Бейлис-Выровая. (1958). Цитоэмбриология основных хлебных злаков.

Черновицкая государственная сельскохозяйственная опытная станция.

(Получено 27 VII 1965).

УДК 581.2 : 632.937.14 : 582.982

Саттар Кузиев

ВНУТРИВИДОВЫЕ ФОРМЫ ВОЗБУДИТЕЛЯ ВЕРТИЦИЛЛЕЗНОГО УВЯДАНИЯ БАКЛАЖАН

SATTAR KUZIYEV. THE INTRASPECIFIC FORMS OF *VERTICILLIUM DAHLIAE* KLEB., THE CAUSAL ORGANISM OF THE VERTICILLIACEOUS WILT OF EGGPLANTS

В Узбекистане самой распространенной болезнью овощных культур является вертициллезное увядание. Особенно сильно поражает оно баклажаны, к концу вегетации большинство растений и в достаточно сильной степени страдает от этого заболевания. Задачей нашего исследования было выяснение состава форм гриба *Verticillium dahliae* Kleb., обусловливающего вертициллезное увядание.

Методика исследования

В качестве исходной культуры была взята популяция *V. dahliae*, выделенная из баклажанов. Внутривидовые формы популяции *V. dahliae* определялись по морфолого-культуральным признакам моноспоровых клонов на 7-й день их выращивания на картофельно-глюкозном агаре. Жизнеспособность моноспоровых клонов внутри видовых форм *V. dahliae* выявлялась при воздействии на 7-дневную культуру температурами намного выше и ниже оптимальных : 35, 40, 45, 50 и —13° при влажности воздуха 40 и 60%. Опыт проводился в камере искусственного климата.

Продолжительность каждого варианта опыта — 7 дней. По окончании срока опыта пробирки с культурой *V. dahliae* из камеры искусственного климата были помещены в термостатную комнату, т. е. в условия, наиболее благоприятные для роста и развития этого гриба (от +24 до +28°).

По интенсивности роста гриба была определена степень воздействий на него определенных условий внешней среды. Параллельно, по истечении срока воздействия тех или иных температур, т. е. через 7 дней, производился пересев гриба из каждой подопытной пробирки на картофельно-глюкозный агар. Пробирки с пересеянным грибом ставились на проращивание в термостатную комнату. Контролем служил исходный штамм популяции *V. dahliae*.

Патогенность внутривидовых форм *V. dahliae* определялась в двух вегетационных опытах в лизиметрах, набитых автоклавированной почвой.

В первом опыте рассада баклажанов выращивалась в теплице в продезинфицированных ящиках. Инокуляция соответствующими штаммами моноспоровых клонов производилась в корневую шейку растений перед бутонизацией, 28 мая. Контролем служили растения с травмированной корневой шейкой (надрез без инокуляции) и нетравмированные (без надреза). В каждом варианте опыта было по 20 растений. Методика данного опыта рекомендована проф. М. К. Хохряковым.

Для второго опыта рассада баклажанов была взята из Узбекского института овощеводства, бахчеводства и картофелеводства. Каждый вариант опыта — 30 растений. Опыт проводился в лизиметрах с автоклавированной почвой. Инокуляция растений в корневую шейку проведена также 28 мая.

Токсичность культуральной жидкости белых, промежуточных, и черных, моноспоровых клонов *V. dahliae* определялась по общепринятой методике. Моноспоровые клоны выращивались на питательной среде Чапека в термостатной комнате в оптимальных условиях температуры в течение 15 дней, после чего культуральная жидкость отфильтровывалась, затем разливалась в пробирки по 10 см³ чистой 100%-й культуральной жидкости и наполовину разбавлялась водопроводной водой. Контролем служили водопроводная вода и питательная среда, находившиеся в термостатной комнате так же в течение 15 дней. Токсичность культуральной жидкости определялась по сроку увядания рассады томата сорта 'Талалихин-186' и баклажан сорта 'Болгарский-87'. Повторность каждого варианта опыта трехкратная.

Результаты опытов

1. Внутривидовые формы. По морфолого-культуральным признакам 50 изолированных моноспоровых клонов были подразделены на 3 группы: 1) грибница белая, пышная, микросклероции отсутствуют (в дальнейшем будет именоваться

«белая»); 2) грибница беловато-сероватая или серого цвета, пышная, с большим количеством микросклероциев («промежуточная»); 3) грибница развивается только в субстрате; микросклероции образуются в виде сплошной черной карбонизированной корки («черная»).

Соотношение моноспоровых клонов по условно принятым нами группам характеризуется следующими данными, приведенными в табл. 1.

ТАБЛИЦА 1

Характеристика моноспоровых клонов *Verticillium dahliae* Kleb. по морфолого-культуральным признакам

Морфолого-культуральные признаки форм гриба	Количество выделенных клонов	
	всего	в процентах
«Белая» — грибница белая, пышная, микросклероции отсутствуют	1	2.0
«Промежуточная» — грибница беловато-сероватая или серого цвета, пышная, с большим количеством микросклероциев	10	20.0
«Черная» — грибница развивается только в субстрате; микросклероции образуются в виде сплошной черной корки	39	78.0
Итого	50	100.0

Основная масса моноспоровых клонов популяции *V. dahliae*, выделенной из баклажан, представлена черной формой (78.0%) и только 2.0% дает белая форма. Промежуточная группа составляет незначительное количество — 20.0%.

В 20 полях зрения определялось количество конидий 7-дневной культуры моноспоровых клонов *V. dahliae*, выделенных из баклажан. Моноспоровые клоны выращивались на картофельно-глюкозном агаре в термостатной комнате при оптимальных условиях температуры.

Наименьшее количество конидий образует белый штамм. В поле зрения видны только единичные конидии.

Наибольшее количество конидий образуют черные клоны — в 30 раз большее, чем белые. Следовательно, черные клоны обладают большей возможностью к размножению и накоплению инфекции.

2. Материалы, характеризующие жизнеспособность моноспоровых клонов при воздействии высоких температур — выше 35° и —13° при 40 и 60% влажности (соответственно) воздуха, приводятся в табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

Жизнеспособность моноспоровых клонов *V. dahliae* при различных температурах и влажности воздуха

Режим опыта		Рост моноспоровых клонов, изолированных из *V. dahliae*, выделенного из баклажан			Популяция *V. dahliae*, выделенная из:	
температура (в °C)	влажность воздуха (в %)	«белая»	«черная»	«промежуточная»	баклажан	хлопчатника
35	40	+	+	+	+	+
40	40	—	+	+	+	+
45	40	—	+	—	—	—
50	40	—	—	—	—	—
35	60	+	+	+	+	+
40	60	—	+	+	+	+
45	60	—	—	—	—	—
—13	40	+	+	+	+	+

Примечание. Знак + обозначает жизнеспособные клоны.

Из табл. 2 видно, что белые клоны *V. dahliae* более чувствительны к воздействию температур, чем черные. При температуре 40° при 40% влажности белые клоны погибают, а черные сохраняют жизнеспособность даже при 45°. Большое значение имеет и влажность окружающей среды. Так, например, при 45° и 40% влажности черные после переноса в оптимальные условия дают хороший рост, а при влажности 60%, но при той же температуре, погибают. Поведение серых моноспоровых изолятов (промежуточная форма) аналогично исходным популяциям, выделенным из баклажан и хлопчатника.

При температуре —13° все клоны белые, черные и промежуточные не потеряли своей жизнеспособности, хотя в течение семи дней питательная среда в пробирках находилась в замерзшем состоянии (в виде льдинки).

3. Данные по накоплению аминного азота моноспоровыми клонами *V. dahliae*, отличающимися морфолого-культуральными признаками, при росте на среде с пептоном показали, что содержание аминного азота у исследованных моноспоровых клонов несколько колеблется, но показатели очень близки. Разница составляет 15.5—17.8%. По данным Т. И. Федотовой (1935) и Г. Д. Успенской (1962), грибы с резко выраженным паразитизмом накапливают значительно меньше аминного азота (3—5 мг на 1 г сухого вещества гриба), чем грибы со слабо выраженным паразитизмом (11—19 мг). По исследованиям Успенской, популяция *V. dahliae*, выделенная из баклажан, характеризовалась накоплением аминного азота 12.4205 мг на 1 г сухого вещества.

В нашем опыте по моноспоровым клонам мы получили несколько меньшие цифровые показатели, от 2.3125 до 0.5075 мг на 1 г сухого вещества. По-видимому, *V. dahliae*, выделенный нами из баклажан, обладал до некоторой степени паразитическими свойствами.

4. Патогенность мовоспоровых клонов характеризуется следующими данными, приведенными в табл. 3.

ТАБЛИЦА 3

Патогенность моноспоровых клонов *Verticillium dahliae* при инокуляции растений баклажан в корневую шейку. Рассада выращена на стерильной почве (первый опыт)

Моноспоровый клон по морфолого-культуральным признакам	Инкубационный период (в днях)	Урожай на одно растение (в кг)	Снижение урожая (в процентах от контроля)	Фактическое снижение урожая (в %)
Белый	33—41	1.2	36.9	15.9
Промежуточный	33—49	0.8	57.9	36.9
Черный	23—47	0.7	63.2	42.2
Контроль без надреза корневой шейки	—	1.9	—	—
Контроль с надрезом корневой шейки без внесения инфекции	—	1.5	21.0	—

При инфицировании промежуточным и черным клонами заболевание проходило более интенсивно, чем при белом клоне. В табл. 4 приведены данные по инкубационному периоду увядания при инокуляции в корневую шейку теми же моноспоровыми клонами.

ТАБЛИЦА 4

Патогенность моноспоровых клонов *Verticillium dahliae* при инокуляции растений баклажан в корневую шейку (второй опыт)

Моноспоровый клон	Инкубационный период проявления заболевания			Урожай в кг с 30 растений	Урожай в кг в среднем на одно растение
	в начале проявления	массовое проявление	конец проявления		
Белый	16	33	57	27.0	0.900
Промежуточный	16	28	57	25.0	0.833
Черный . . .	15	28	58	23.5	0.783

Как видно из табл. 4 черные моноспоровые клоны более вирулентны, чем белые и промежуточные. По черным и промежуточным моноспоровым клонам количество плодов снизилось в среднем на 30% по сравнению с белыми клонами.

Травмирование корневой шейки (косой надрез), которое производится при инокуляции растений, отрицательно сказывается на росте и развитии растений. при этом снижается количество урожая по сравнению с урожаем контрольных растений (нетравмированных). Поэтому при оценке вирулентности отдельных популяций или моноспоровых клонов, инфицированных путем инокуляции в надрезы корневой шейки, необходимо учитывать это явление и вносить соответствующие поправки.

Из всех подопытных растений был изолирован гриб *V. dahliae*. При этом из растений. инокулированных белым штаммом, выделен в чистую культуру белый штамм, из инокулированных промежуточным — промежуточный и из инокулированных черным штаммом выделен черный штамм. Это показывает, что отдельные внутривидовые формы *V. dahliae* обладают достаточно стойкими морфолого-культуральными признаками (данные одного пассажа гриба через растение).

Показатели токсичности культуральной жидкости белых, промежуточных и черных моноспоровых клонов *V. dahliae* в отношении рассады баклажан и томатов приводятся в табл. 5.

ТАБЛИЦА 5

Токсичность моноспоровых клонов *V. dahliae*, выделенных из баклажан

Культуральная жидкость моноспоровых клонов	Концентрация	Срок увядания растений			
		баклажан		томатов	
		часов	минут	часов	минут
Белых	100	22	7	Не увяли	
Промежуточных	100	19	35	40	50
Черных	100	2	20	5	30
Белых	50	45	25	Не увяли	
Промежуточных	50	21	30	Не увяли	
Черных	50	4	40	5	38
Питательная среда	—	Не увяли			
Вода	—	Не увяли			

У больных баклажан лист постепенно терял тургор и по краям скручивался. Листья больных томатов также постепенно теряли тургор, края листьев начинали засыхать без скручивания. Культуральная жидкость всех трех форм (белых, промежуточных и черных моноспоровых клонов) оказалась почти в 2 раза более токсичной по отношению к баклажанам, чем по отношению к томатам. Наиболее токсична культуральная жидкость черных моноспоровых клонов — почти в 10 раз токсичнее белых клонов; по сравнению же с культуральной жидкостью промежуточных клонов она токсичнее в 5—10 раз.

В вытяжках из больных вертицеллезом баклажан ветви здоровых растений увядали через 30 минут. Листья столовой свеклы в клеточном соке больных растений баклажан увядали через 68 часов. Следовательно, клеточный сок больных растений также высоко токсичен по отношению к растениям неустойчивым к этому заболеванию.

В опытах Л. М. Мосиевской (1961), в северном Прибалхашье Казахской ССР вытяжка из баклажан больных *V. dahliae* оказывала действие на картофель, баклажаны и люцерну через 46, а на огурцы — через 50 часов. Томаты, дыни и арбузы не увядали в вытяжке из больного баклажана. Суммируя результаты своих опытов, Мосиевская указывает, что экстракт оказался наиболее токсичным для растений той же самой систематической группы, из других представителей которой он был взят для опыта. Вуд (Wood, 1961) установил, что культуральные фильтраты *V. albo-atrum* — возбудители вертицеллезного увядания томатов, активно выделяющие фермент полигалактуроназу, на здоровых стеблях томатов вызывают появление типичных симптомов заболевания.

Обобщая результаты нашего исследования, можно сделать следующие выводы. Популяция *V. dahliae*, выделенная из баклажан, состоит из моноспоровых клонов, отличающихся между собой достаточно стойкими морфолого-культуральными признаками. Наибольшее количество моноспоровых клонов (78%) принадлежит к черной форме, они образуют черную карбонизированную пленку микросклероциев и массу конидий. 2% клонов не образуют микросклероциев и имеют незначительное количество конидий — в 30 раз меньшее, чем у предыдущей формы. Клоны с пышной белой грибницей, это белая форма — составляют 20%, моноспоровые клоны, занимающие промежуточное положение, образующие микросклероции и имеющие беловато-серователую или серого цвета грибницу — серая форма. Черные моноспоровые клоны обладают наибольшей возможностью к размножению, к накоплению инфекции, они наиболее стойки при воздействии высоких температур (45°), тогда как белые и промежуточные моноспоровые клоны при температуре 45° теряют жизнеспособность. Черные моноспоровые клоны более вирулентны, т. е. агрессивны, и токсичны по отношению к инфицируемым растениям.

Наличие в составе популяции *V. dahliae* белой группы, менее агрессивной, чем черная и промежуточная, дает основание, как предполагает проф. С. М. Тупеневич, говорить о том, что агротехнические мероприятия по борьбе с вилтом сельхозкультур должны быть направлены на создание условий, повышающих сопротивляемость их к заболеванию. Надлежит изменить соотношение отдельных групп в популяции *V. dahliae* в сторону увеличения количества белой, менее агрессивной формы гриба.

Литература

Белозерский А. Н. и П. И. Проскуряков. (1951). Практическое руководство по биохимии растений. — Мосиевская Л. М. (1961). Материалы о токсичности вытяжек из увядших растений. Вестн. с.-х. науки, 9. Алма-Ата. — Федотова Т. И. (1935). Биохимический метод определения степени паразитизма рода *Fusarium* и *Verticillium dahliae*. Защита растений, сб. 1, Наркомзем СССР, ВИЗР : 115—123. — Горленко М. В., Л. М. Левкина, Г. Д. Успенская и Е. А. Чинн о в. (1962). Исследования физиологии и биохимии некоторых паразитных грибов. (К эволюции паразитизма грибов). Вестн. МГУ, 3 : 49. — Wood R. K. S. (1961). Verticillium-wilt of tomatoes — the role of pectic and cellilolytic enzymes. Ann. Appl. Biol., 49, 1 : 120—139.

Среднеазиатский научно-исследовательский институт защиты растений, Ташкент.

(Получено 30 X 1964).

УДК 581.2 : 632.937.14 : 635.64

Т. А. Тарунина

ВНУТРИВИДОВЫЕ ФОРМЫ ВОЗБУДИТЕЛЯ ВЕРТИЦИЛЛЕЗНОГО УВЯДАНИЯ ТОМАТОВ *VERTICILLIUM ALBO-ATRUM* R. ET B.

С 1 рисунком и 1 таблицей рисунков

T. A. TARUNINA. THE INTRASPECIFIC FORMS OF VERTICILLIUM ALBO-ATRUM R. ET B., THE CAUSAL ORGANISM OF THE VERTICILLIACEOUS WILT OF TOMATOES

Согласно последней литературной сводке (Engelhard, 1957), возбудитель вертициллезного увядания *Verticillium albo-atrum* R. et B. (включая *V. dahliae* Kleb.) поражает свыше 350 видов растений. В связи с этим возникает необходимость детального систематического изучения данного возбудителя на основе сравнительного исследования выделенных из разных видов растений изолятов гриба.

С целью выявления разнообразия форм возбудителя вертициллезного вилта томатов в 1964—1965 гг. нами обследованы посадки томатов в парниках и открытом грунте в овощных хозяйствах Ташкентской, Ферганской и Самаркандской областей. Обследование проводилось в разные фазы развития растений, начиная с фазы первой пары настоящих листьев до периода плодообразования и созревания. Из собранных с признаками вилтового увядания растений мы выделяли гриб методом закладки во влажную камеру кусочков больных растений с последующим посевом на агаровую среду Чапека. Полученные при этом изоляты можно рассматривать как выборки из отдельных местных популяций гриба. Для выяснения однородности состава природной популяции каждый изолят был подвергнут рассеву. Для этого применялся следующий метод: инокулюм гриба вносили в пробирку со стерильной водой и тщательно взбалтывали для получения однородной суспензии, затем платиновой петлей каплю суспензии переносили в чашки Петри со средой Чапек-агар и размазывали шпателем. Тем же шпателем делали мазки во 2-й, 3-й и 4-й чашках. В результате в 3-й и 4-й чашках вырастали, как правило, отдельные колонии, которые были подразделены на группы по морфолого-культуральным особенностям. Для проверки морфологической однородности колонии каждой группы повторно рассевали тем же самым методом, а затем из них были получены моноспоровые культуры. При получении моноспоровых культур использовали методику капель (Наумов, 1937). Суспензию гриба разбавляли до такой степени, чтобы в одной капле содержалась только одна спора. Капли наносили при помощи пипетки на нижнюю сторону крышки чашек Петри и просматривали под микроскопом. В капли, содержащие одну спору, вносили кусочек питательной среды Чапека, а затем разросшиеся колонии пересевали в пробирки.

Всего было получено 60 изолятов гриба, выделенных из 8 сортов томатов: 'Волгоградский 5/95', 'Темнокрасный 2077', 'Майкопский урожайный 2090', 'Талалихин 186', 'Марглоб 101', 'Подарок', 'Юсуповский', 'Молдавский ранний'. Изоляты отличались между собой по морфолого-культуральным особенностям. Большая часть их в двухнедельном возрасте образовала цепочки хламидоспор в субстратном, а позднее также и в воздушном мицелии; у 5 изолятов в 7—10-дневных культурах наблюдалось образование микросклероциев. В некоторых случаях из кусочков одного больного растения были выделены изоляты, которые при первом посеве на Чапек-агар образовали колонии двух типов. В субстратном мицелии одних колоний наблюдалось образование микросклероциев, у других — развитие хламидоспорных цепочек.

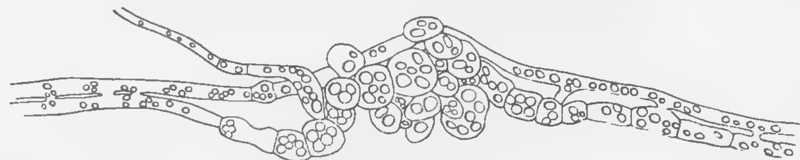
Из растений открытого грунта получены изоляты микросклероциальной и хламидоспоровой форм, из парниковых растений выделена хламидоспоровая форма гриба и в одном случае изолят дауермицелиальной формы.

Следует отметить некоторую приуроченность микросклероциальной формы к томатам сортов 'Волгоградский' и 'Юсуповский', в то время как хламидоспоровая форма выделена из всех обследованных сортов.

При посеве на Чапек-агар микросклероциальные изоляты имеют серый, едва заметный воздушный мицелий и обильное образование микросклероциев, сообщающих

колониям черную окраску. Образование микросклероциев происходит следующим образом. Некоторые гифальные клетки, имеющие в обычном состоянии удлиненно-цилиндрическую форму, начинают делиться, становясь более короткими, и набухают; протоплазма этих клеток принимает форму крупных капель, сюда же поступает протоплазменное содержимое соседних клеток гифы. Наконец, происходит выпячивание оболочки крупных клеток — образуется почка, чаще удлиненной формы, которая отделяется от материнской клетки перегородкой и становится шаровидной. Почкование клеток происходит во всех трех плоскостях. Расположение микросклероциев беспорядочное. В случае выращивания гриба при дневном освещении наблюдается расположение микросклероциев в виде концентрических зон, причину появления которых объясняют исследования, проведенные Брандтом (Brandt, 1964) и Кайзером (Kaiser, 1964). Брандт показал, что отсутствие света благоприятствует развитию микросклероциев, Кайзер, исследуя действие света различной длины волн на интенсивность образования микросклероциев, обнаружил, что синий и белый свет подавляют, а желтый, оранжевый, красный свет и темнота усиливают их развитие. При освещении культур синим или белым светом в течение 12 часов, которое сменялось 12-часовым периодом темноты, отмечалось зонообразование.

Конидиеносцы микросклероциальной формы состоят из основного ствола и расположенных на нем 2—3 мутовок, каждая из которых включает 2—4 фиалиды.



Анастомозы гиф при развитии микросклероциев.

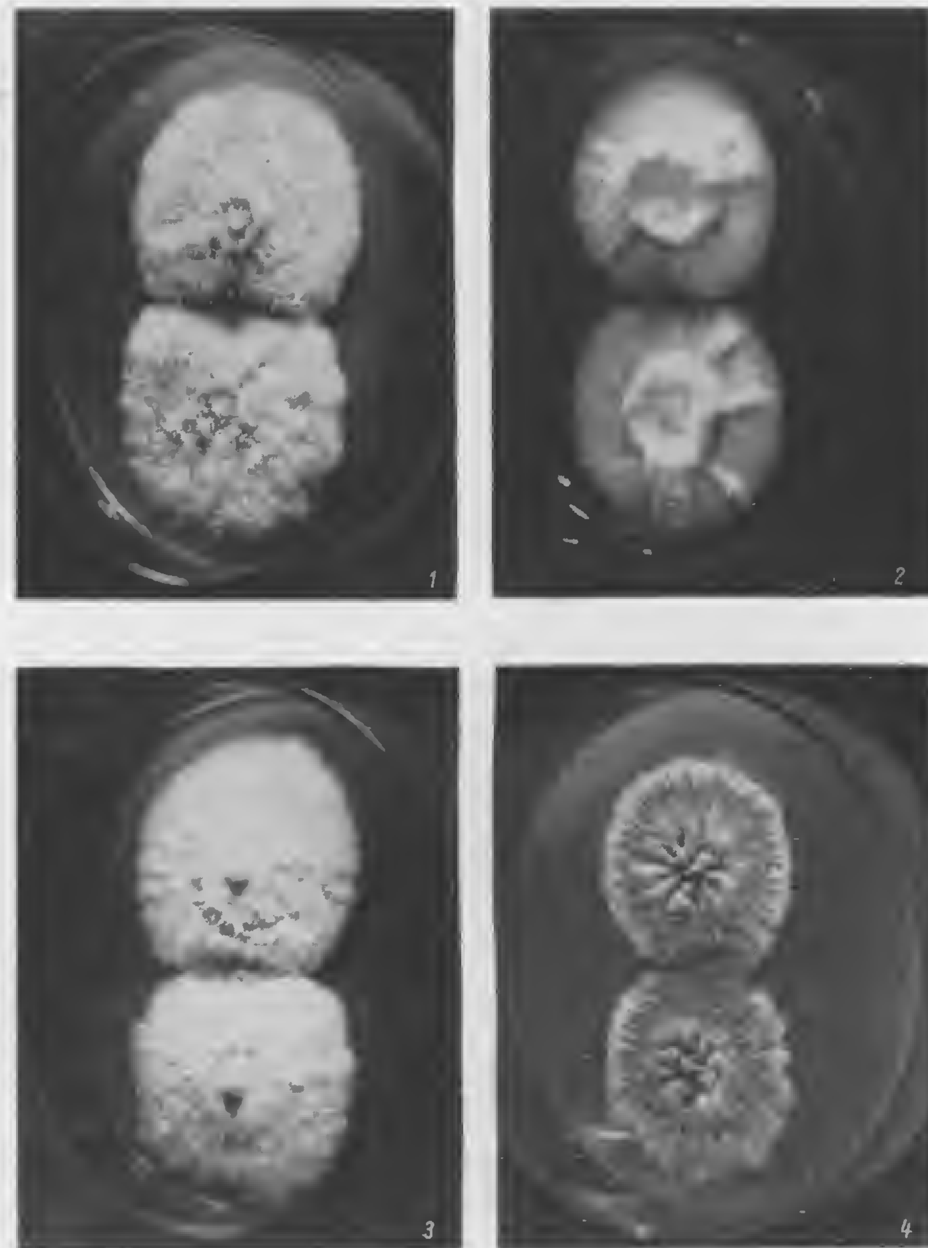
В субстратном мицелии между клетками разных гиф нередко можно видеть анастомозы. При этом перемычки, соединяющие анастомозирующие гифы, могут быть иногда очень длинными и возникать между гифами, сравнительно удаленными друг от друга. Можно предполагать, что существует определенная избирательность гиф при образовании анастомозов. Частые анастомозы наблюдаются также между гифами при развитии микросклероциев (см. рисунок). Гифы располагаются близко друг от друга, сильно анастомозируют, но в микросклероций превращается лишь группа клеток одной гифы; иногда гифа, образующая микросклероций, анастомозирует с одной или несколькими удаленными от нее гифами.

Явление анастомозов встречается у грибов и актиномицетов, однако у несовершенных грибов, в большинстве своем утративших половую стадию, оно приобретает особое биологическое значение. С одной стороны, существование этого явления обеспечивает обмен протоплазмой и ядрами между особями одного вида и способствует в какой-то мере стабилизации видовых признаков, с другой — образование гетерокариотического мицелия в результате анастомозирования гиф с различными свойствами может быть причиной изменчивости этих организмов.

Многочисленные примеры изменчивости несовершенных грибов приведены Хансеном (Hansen, 1938). Культуры грибов *Botrytis cinerea*, *Verticillium albo-atrum*, *Ascochyta pisi* и т. д. при получении из них моноспоровых клонов распадались на ряд морфологически различных типов. Наблюдаемую при этом изменчивость первичных культур автор объясняет гетерокариотичностью природной популяции гриба.

Для сохранения наследственных особенностей гриба *Verticillium albo-atrum* большое значение имеют анастомозы, имеющие место при образовании микросклероциев. Микросклероции являются покоящейся стадией гриба и, как показывают исследования Горди и Портэра (Gordee a. Porter, 1961), их клетки содержат запасные вещества (углеводы, жиры, белки). В отличие от Ван ден Энде (Van den Ende, 1958) и Шнатхорста (Shnathorst, 1962), которые не обнаружили прорастания микросклероциев, а поэтому связывают их образование только с функцией накопления запасных питательных веществ, исследования других авторов (Зюбрицкая, 1936; Isaac a. Mac Garvie, 1962) показывают, что клетки микросклероция способны прорастать. Более того, изучение микросклероциев, проведенное с помощью электронного микроскопа (Nadakavucaren, 1962), помогло выявить не только морфологическую и функциональную дифференциацию их клеток, но и цитологическую. Еще Горди и Портэр обнаружили, что микросклероции состоят из толстостенных и тонкостенных клеток. Прорастают только тонкостенные клетки. Надакавукарэн показал, что прорастающие клетки имеют одно или несколько ядер, большая же часть клеток микросклероция наполнена запасными веществами и не имеет морфологически дифференцированного ядра. В связи с тем, что микросклероции выполняют не только функцию накопления питательных веществ, но и репродуктивную, анастомозы, должно быть, способствуют обогащению их клеток наследственной информацией.

Изоляты хламидоспоровой формы отличаются темно-коричневой окраской колоний в результате интенсивного образования хламидоспор. Хламидоспоры располагаются одиночно или, чаще, цепочками. При этом удлиненноцилиндрические клетки мицелия делятся, образуя клетки меньших размеров, которые постепенно вздуваются, как



Внутривидовые формы возбудителя вертициллезного увядания томатов *Verticillium albo-atrum* R. et B.

1—4 — варианты хламидоспоровой формы: хламидоспоровый (*1*); мицелиально-хламидоспоровый (*2*); хламидоспоровый с прижатым белым мицелием (*3*); хламидоспоровый со складчатым центром (*4*).

при образовании микросклероциев, содержимое их собирается в крупные капли, оболочка клеток утолщается, приобретая коричневую окраску. Анастомозы у хламидоспоровой формы обнаруживаются в меньшем количестве, чем у микросклероциальной. В воздушном мицелии также происходит образование хламидоспор, при этом гифы располагаются близко друг к другу, соединяясь в плотные тяжи.

Конидиеносцы имеют ветвящийся основной ствол. На ветвях 1-го порядка располагаются фиалиды, образуя одну мутовку на каждой ветви, состоящую из 2—3 фиалид.

Для дауермицелиального изолята характерен пышный, серовато-белый воздушный мицелий, обратная сторона колонии имеет черную окраску с зеленоватым оттенком. При микроскопировании в субстратном мицелии обнаруживаются темноокрашенные широкие гифы, состоящие из клеток продолговато-эллипсоидной или цилиндрической формы, протоплазма которых, как и при образовании микросклероциев и хламидоспор, принимает форму крупных капель. В возрасте 3—4 недель гифы соединяются в плотные тяжи, в которых оболочки отдельных гиф становятся трудно различимыми.

Конидиеносцы дауермицелиальной формы, как и конидиеносцы хламидоспоровой, имеют ветвящийся основной ствол, на ветвях 1-го порядка и основном стержне образуется, как правило, по одной мутовке, состоящей из 2—4 фиалид. Основание конидиеносца может быть слегка окрашено.

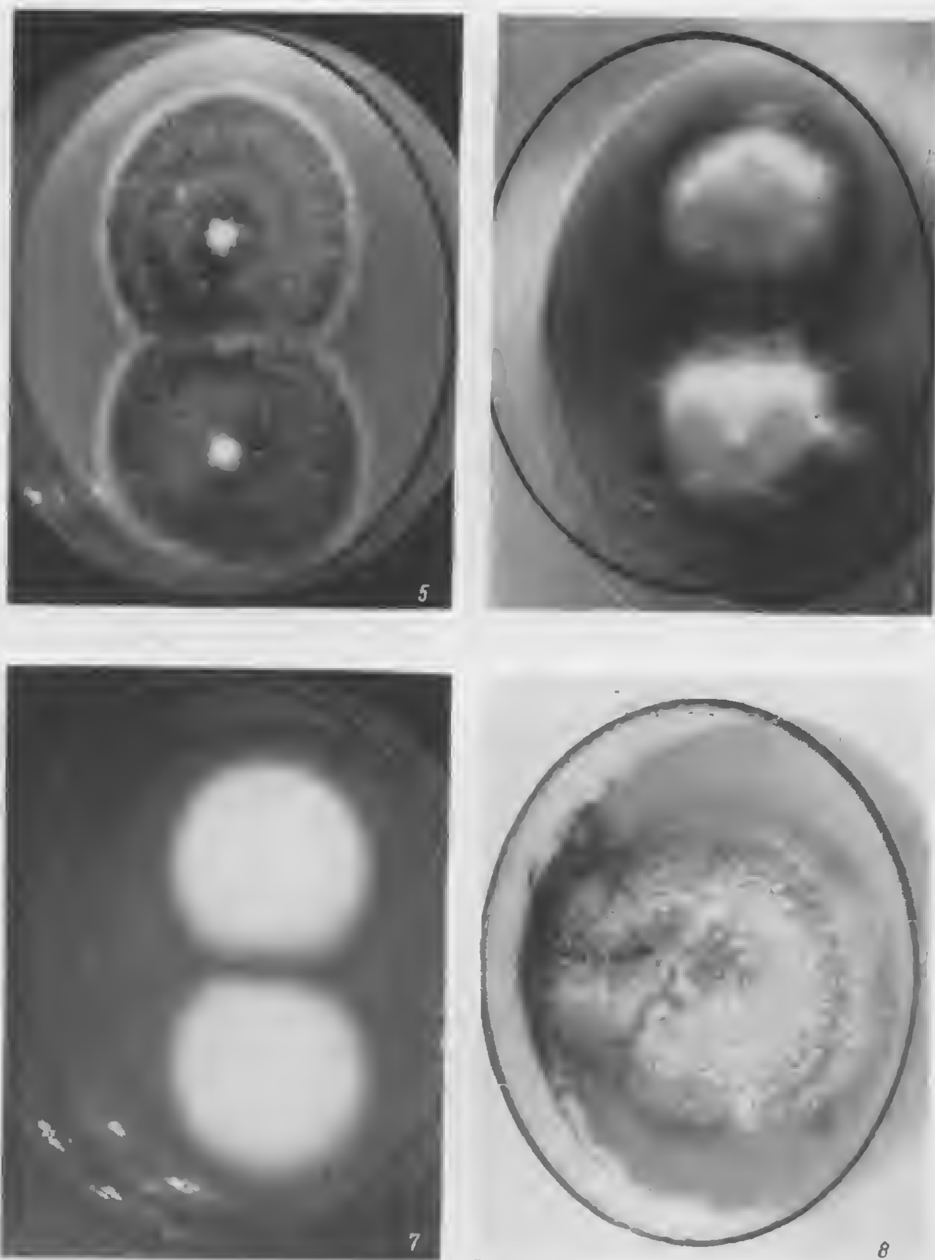
Таким образом, при выделении изолятов обнаружены 3 морфологические формы вертицилла, поражающие томаты. Эти формы можно рассматривать как разные ступени эволюции покоящейся стадии гриба. У дауермицелиальной формы функцию покоящейся стадии выполняют отдельные гифы мицелия, в которые благодаря анастомозам притекает содержимое соседних гиф. У хламидоспоровой формы эту функцию выполняют дифференцированные клетки-хламидоспоры; у некоторых штаммов хламидоспоровой формы было отмечено почкование отдельных клеток в цепочке хламидоспор. Микросклероции являются высшей ступенью развития покоящейся стадии в данном ряду форм. У них наблюдается морфологическая и функциональная дифференциация клеток. Прорастающие клетки имеют более тонкие оболочки и расположены во внутреннем слое, они содержат от одного до нескольких ядер, в то время как остальные клетки микросклероция не имеют морфологически дифференцированного ядра и наполнены запасными продуктами. При развитии микросклероциев наблюдается более обильное образование анастомозов, чем при развитии хламидоспор и дауермицелия, из чего следует, что микросклероции наследуют свойства большей части клеток мицелия, чем это делают покоящиеся стадии двух остальных форм.

Выше были рассмотрены морфологические особенности изолятов микросклероциальной, хламидоспоровой и дауермицелиальной форм. Как уже отмечалось, изучение однородности изолятов проводилось при помощи метода водного рассева. В результате рассева первичных культур возникали варианты, имеющие при густом посеве форму пятен или секторов, при редком посеве варианты вырастали в виде отдельных колоний. На основании сходства морфолого-культуральных особенностей, варианты микросклероциальной формы были объединены в 3 группы, хламидоспоровой формы — в 4 группы, дауермицелиальной формы — в 2 группы. Необходимо остановиться на особенностях вариантов, получаемых при рассеве изолятов каждой формы (см. таблицу).

Микросклероциальная форма

Основная масса колоний, получаемых при рассеве изолятов микросклероциального типа, не теряла способности к образованию микросклероциев, однако в некоторых случаях наблюдалось упрощение конидиеносного аппарата, проявляющееся в сокращении числа мутовок у конидиеносцев (до одной) и преобладании конидиеносцев типа *Cephalosporium*. С другой стороны, при рассеве некоторых первичных культур вырастали колонии, отличающиеся от основного типа не только характером строения конидиеносного аппарата, но скоростью и количеством образования микросклероциев, а также степенью развития воздушного мицелия. Так, изоляты № 56 и № 57 дали варианты с пышным белым воздушным мицелием и медленно образующимися микросклероциями в субстратном мицелии, с конидиеносцами, построенными по типу *Cephalosporium*, или, значительно реже, по типу *Verticillium*, с 1—2 мутовками.

Белые варианты № 55/4 и № 62/3, полученные при рассеве изолятов № 55 и № 62, имели пышный белый воздушный мицелий, с конидиеносцами только типа *Cephalosporium*. При посеве на различные питательные среды белый вариант № 55/4, морфологически сходный на среде Чапека с вариантом № 62/3 на сусло-агаре отличался от него образованием субстратного коричневого мицелия, сходного особенно в начале развития с покоящимся мицелием дауермицелиальной формы. Внутри микросклероциальной формы, таким образом, могут существовать варианты, являющиеся переходными между микросклероциальной и дауермицелиальной формами. В другом случае вариант 48/3 на Чапек-агаре был морфологически тождествен с вариантами 55/4 и 62/3, но при посеве на среду Чапек-агар, где источником углеводов была лактоза, этот вариант образовал в небольшом количестве микросклероции. Микросклероции были мелкими и их развитие проходило в результате почкования клеток гифы только в одной плоскости. Сравнительное изучение микроскопических признаков полученных вариантов и исходных микросклероциальных изолятов показало, что в вариантах наблюдается тенденция к утрате способности образовывать микросклероции и к более обильному развитию воздушного мицелия, в результате чего увеличивается масса стерильной воздушной грибницы, а не количество конидиеносцев. С утратой способ-



Внутривидовые формы возбудителя вертициллезного увядания томатов *Verticillium albo-atrum* R. et B.

5—7 — варианты микросклероциальной формы: микросклероциальный 5); мицелиально-микросклероциальный (*6*); мицелиальный (*7*). *8* — дауермицелиальная форма.

ности образовывать микросклероции в конечном итоге образуются формы (белые варианты), у которых способность к спорообразованию сведена до минимума. Таким образом, при расщеплении популяции на варианты у некоторых из них наблюдается меньшая выраженность тех приспособительных признаков, которые характерны для популяции в целом. Можно предполагать, что при самостоятельной жизни в природе эти варианты не были бы в достаточной степени приспособлены к окружающим условиям, и, только входя в состав гетерокариотической популяции, они выживают и несут в себе специфические биологические особенности.

Варианты, полученные при рассеве изолятов микросклероциальной формы были подразделены на 3 группы: микросклероциальная, мицелиально-микросклероциальная и мицелиальная. Ниже приводится описание вариантов каждой группы.

Микросклероциальная группа. Колонии с серым, плохо развитым воздушным мицелием, с обильным образованием микросклероциев, обратная сторона черная, край ровный. Конидиеносцы многочисленные, построены в массе по типу *Cephalosporium*, 25—37.5×2.5 μ или, значительно реже, по типу *Verticillium*, 37.5—57.5×3—3.7 μ. Конидиеносцы типа *Verticillium* имеют 1 мутовку, состоящую из 2—4 фиалид, 17.5—25×2.5—3 μ, расположенную, как правило, посредине конидиеносца. Споры эллипсоидные, продолговатоэллипсоидные или широкоэллипсоидные, прямые или слегка согнутые, 3.7—6.2×2—3 μ.

Мицелиально-микросклероциальная группа. Колонии белые, пушистые, в центре постепенно уплотняющиеся, куполообразные, в то время как мицелий края колонии остается пушистым. Край колонии ровный, обратная сторона черная, радиально-складчатая. Образование микросклероциев замедленное. Конидиеносцы построены по типу *Cephalosporium*, отделены от основания гифы перегородками, располагаются одиночно, либо по два, образуют мутовку на растущей гифе, 17.5—32.5×2.5 μ или иногда по типу *Verticillium*, 35—70×2.5—3.7 μ, в этом случае основной ствол конидиеносца несет 1 или 2 мутовки, состоящие из 2—6 фиалид, 20—37.5×2.5 μ, конидии эллипсоидные, продолговатоэллипсоидные, цилиндрические, иногда слегка согнутые, 4.8—7.5×2—3 μ,

Мицелиальная группа. Колонии белые, ватообразные, по краю несколько более рыхлые, край ровный; с обратной стороны желтые, в центре складчатые. Гифы воздушного мицелия тонкие, без вакуолей, 1.5—2 μ в диам. Гифы субстратного мицелия более широкие, с капельными включениями, 2.5—3 (3.7) μ в диам. Конидиеносцы построены по типу *Cephalosporium*, 15—75×2.5 μ, иногда встречаются конидиеносцы с 1 фиалидой. Споры эллипсоидные, иногда до широкоэллипсоидных, с 1—2 каплями, 4.8—7.5×1.2—2.5 μ.

Хламидоспоровая форма

Изоляты хламидоспоровой формы распались на варианты, которые по морфолого-культуральным особенностям можно объединить в 4 группы. Варианты 1-й группы имели незначительно развитый воздушный мицелий, обильное образование конидиеносцев с ветвлением 1-го и 2-го порядков, цепочки хламидоспор. Среди этой группы отмечено несколько штаммов с почкованием отдельных клеток в цепочках хламидоспор. Эти штаммы мы рассматриваем как переходные между микросклероциальной и хламидоспоровой формами. Во 2-ю группу выделены варианты с хорошо развитым воздушным мицелием и типичными для хламидоспоровой формы конидиеносцами, однако конидиеносцев типа *Cephalosporium* было больше, чем в предыдущей группе. Воздушный мицелий вариантов 3-й группы недостаточно развит и поверхность колоний отличалась неровностью в результате уплотнений воздушного мицелия. Конидиеносцы очень редкие и только типа *Cephalosporium*. Варианты 4-й группы были сходны с вариантами 1-й и отличались от них в основном центром колонии, где развитие мицелия было подавлено и колония имела складчатую поверхность. Приводим описание вариантов каждой группы.

Хламидоспоровая группа. Колонии вначале белые, постепенно темнеющие до темно-коричневых, с серым воздушным, слаборазвитым мицелием, с неровным краем. Мицелий плотный, образующий пучки гиф. Конидиеносцы простые, с одной мутовкой или ветвящиеся, 32.5—100×2—3.7 μ, часто отходят от пучка гиф. Мутовки состоят из 2—3 фиалид. Фиалиды удлиненные, на концах узкие, к основанию равномерно расширяющиеся, 17.5—32.5×2.5—3.7 μ. Споры в массе эллипсоидные, реже широкоэллипсоидные, иногда цилиндрические, 3.3—6×2.2—3.7 μ.

Мицелиально-хламидоспоровая группа. Колонии в центре пушистые, серовато-белые, с неровной поверхностью, обратная сторона гладкая, от коричневой до темно-коричневой, почти черной. Край ровный. Воздушный мицелий хорошо развит, состоит из упругих септированных гиф, соединяющихся в плотные пучки, сбоку от которых отходят конидиеносцы. Конидиеносцы обильные, типа *Cephalosporium* размером 20—30×2.5—3 μ или с разветвленным главным стволом, 40—62.5×2.5—3.7 μ с мутовками, состоящими из 2—4 фиалид, 17.5—32.5×2.5—3 μ.

Группа с прижатым белым мицелием. Колонии серовато-белые, в центре бугорчатые, остальная часть колонии мелкобугорчатая, как бы посыпанная крупой. Край неровный. Обратная сторона вначале белая, затем в форме кольца образуются хламидоспоры, в то время как край колонии остается белым, а центр колонии серовато-белым. Воздушный мицелий плохо развит, 2—2.5 μ в диам.; субстратный мицелий почти весь превращается в хламидоспоры. Конидиеносцы только

типа *Cephalosporium*, 12—27.5×1.2—2 μ. Споры продолговатоэллипсоидные, иногда цилиндрические, 3—5.5×1.7—3.7 μ.

Группа со складчатым центром. Колонии черные, с серым, едва заметным воздушным мицелием, в центре выпуклые и складчатые. Край неровный, белый, с обратной стороны колонии черные, в центре складчатые, более светлые, отстающие вместе с субстратом от дна чашки. Конидиеносцы в основном типа *Verticillium*, одномутовчатые, имеющие 2—4 фиалиды, или многомутовчатые, ветвящиеся, 50—125×2—2.5 μ. Мутовки состоят из 2—3 фиалид, 22.5—32.5×2.5 μ. Споры в массе широкоэллипсоидные, иногда эллипсоидные или шаровидные, 2.8—5×2—2.8 μ.

Дауермицелиальная форма

Колонии пушистые, с серовато-белым воздушным мицелием, с нижней стороны вначале белые, в возрасте 2 недель чернеющие в результате образования темноокрашенных гиф в субстратном мицелии. Гифы воздушного мицелия бесцветные, без капельных включений, состоят из удлиненноцилиндрических клеток, 2.4—4.2 μ в диам; гифы субстратного мицелия — из толстых, 12—21×3.6—6 μ, клеток цилиндрической или продолговатоэллипсоидной формы, концы некоторых клеток шаровидно вздуты; оболочка гиф постепенно утолщается и становится коричневой, в то время как протоплазма клеток приобретает форму капель. В возрасте 3—4 недель гифы субстратного мицелия сильно уплотняются, но образования узелков или микросклероциев не происходит. Конидиеносцы построены по типу *Cephalosporium*, 10—40×2.5—3 μ, реже по типу *Verticillium*, 50—300×4.5—7.5 μ. Типично вертициллезные кондиеносцы имеют на основном стволе 1, реже 2 мутовки, состоящие из 2—4 фиалид, иногда основной ствол образует боковые ветви, на которых, как правило, развивается по одной мутовке. Основание конидиеносца может иметь светло-коричневую окраску. Конидии продолговатоэллипсоидные с 2, 3 каплями, 5—7.5×2.5—2.8 μ.

Белый вариант дауермицелиальной формы. Колонии белые, пушистые, с обратной стороны складчатые, слегка желтоватые. Гифы воздушного мицелия мало ветвящиеся, с редкими капельными включениями, 1.2—2.5 μ в диам. Конидиеносцы только типа *Cephalosporium*, 17.5—62.5×1.2—2.5 μ. Конидии широкоэллипсоидные, эллипсоидные, иногда цилиндрические, 5.8×2.5—3 μ.

Изучение возбудителя вертициллезного увядания томатов показало, что при выделении изолятов наблюдается разнообразие морфологических форм гриба; из одних растений получены изоляты хламидоспоровой формы, из других — изоляты микросклероциальной формы и в более редких случаях — изоляты дауермицелиальной формы. На томатах преобладает хламидоспоровая форма гриба.

При выделении изолятов обнаруживаются признаки, резко очерчивающие каждый морфологический тип. Такими признаками являются строение и размеры конидиеносного аппарата, а также характер покоящейся стадии гриба. Однако в результате рассева первичных накопительных культур (изолятов) образуются варианты, одни из которых в основных чертах повторяют тип строения исходных изолятов, другие обнаруживают утрату в той или иной степени некоторых признаков, а третьи можно считать переходными между тремя выделенными морфологическими формами. Таким образом, в данном случае наблюдается 2 варианта изменчивости. В одном случае — изменчивость гриба при выделении изолятов, в другом случае — изменчивость при рассеве изолятов. Формы, полученные в первом случае, можно рассматривать как выборки из естественной популяции гриба; они обладают комплексом приспособительных признаков и могут существовать в природе как популяции. Что касается подформ, получаемых при рассеве изолятов, то они имеют только отдельные черты, присущие изолятам данной формы. Причины образования вариантов, получаемых при рассеве, не изучены, и в литературе имеются лишь гипотетические высказывания по этому вопросу. Айзек (Isaac, 1963) считает их результатом мутаций, образующихся в культуре под действием изменяющихся условий питательной среды. По-видимому, более вероятно второе объяснение, которое выдвинул еще Хансен (1938) и поддерживает Робинсон (Robinson, 1957), а именно предположение, что гриб в природе находится в состоянии гетерокариотического мицелия; в лабораторных условиях удается разделить все многообразие ядерного состава этого мицелия, получая клоны, происходящие из одной споры. Можно предполагать, что не все получаемые варианты способны к самостоятельному существованию в природе, но несомненно, что они имеют большое значение в эволюции вида, в образовании новых рас гриба.

Разложение исходных изолятов на клональные линии помогает понять взаимосвязь трех форм гриба (микросклероциальной, дауермицелиальной и хламидоспоровой). Те резкие, казалось бы, границы, которые мы можем провести при изучении нескольких типичных изолятов каждой формы, расплываются, когда мы изучаем путем рассева десятки изолятов. В результате выделяются подформы, которые можно считать переходными между тремя основными. Белый вариант, полученный из микросклероциального изолята, образует на сусло-агаре коричневый мицелий, приближающийся по характеру строения к покоящемуся мицелию дауермицелиальной формы. Этот вариант является переходным между микросклероциальной и дауермицелиальной формой. С другой стороны, некоторые варианты хламидоспоровой формы имеют почкующиеся хламидоспоры — способность, иногда усиливающаяся при пассаже через растение,

а также на некоторых питательных средах. Эти варианты, получаемые при рассеве изолятов хламидоспоровой формы, приближают ее в какой-то мере к микросклероциальной форме.

Встает вопрос о таксономическом положении трех выделенных морфологических форм. Некоторые исследователи считают микросклероциальную и дауермицелиальную формы настолько различными, что относят их к разным видам. Так, Клебан (Klebahn, 1913), описывая новый вид — *V. dahliae*, придал большое значение покоящейся стадии гриба. Выделенный им из пораженных вилтом георгин изолят гриба образовывал микросклероции в результате почкования отдельных клеток одной гифы, и этим признаком он в основном отличался, как указывает Клебан, от описанного Рэйнке и Бертольдом (Reinke a. Berthold, 1879) изолята, выделенного из картофеля, покоящаяся стадия которого образовывалась путем сплетения темноокрашенных гиф мицелия. Ван дер Меер (Van der Meer, 1925), сравнивая изоляты микросклероциального и дауермицелиального типов, выделенные из различных видов растений, пришла, как и Клебан, к выводу, что различия между формами достаточны для вынесения микросклероциальной формы в отдельный вид. Айзек (1949) дал подробное описание морфогенеза микросклероциальной и дауермицелиальной формы, он показал также, что каждая форма имеет определенное отношение к pH среды, к источникам углеводного и азотного питания, к температуре и, кроме того, характеризуется определенной степенью вирулентности. На основании комплекса отличительных признаков между ними он, как и предыдущие авторы, относит их к разным видам.

Ряд исследователей придерживается противоположной точки зрения. Карпентер (Carpenter, 1918) отмечает, что при анализе одного изолята можно получить переходные формы от одного морфологического типа к другому. Присли (Presley, 1941) получил из одной и той же моноспоровой культуры колонии и микросклероциального и дауермицелиального типов. Ван ден Энде (Van den Ende, 1958) исследовал 70 изолятов гриба из нескольких растений-хозяев. Согласно его данным, нет резкого морфологического гиатуса между обсуждаемыми двумя морфологическими формами гриба. Ван ден Энде в противоположность Айзеку не было отмечено никакой корреляции физиологических и биохимических особенностей, а также степени вирулентности с такими морфологическими особенностями штаммов, как способность образовывать дауермицелий или микросклероции. Внутри одного морфологического типа автор получал иногда большую степень различий по этим особенностям. Фордице и Грин (Fordyce a. Green, 1964) доказали отсутствие физиологического барьера между микросклероциальной и дауермицелиальной формами. При совместном посеве биохимических мутантов обеих форм образовывались анастомозы, гетерокарионы, парасексуальные рекомбинанты.

Особый интерес в систематическом отношении представляет хламидоспоровая форма. В зарубежной литературе впервые хламидоспоровые формы вертицилла были описаны Петтбриджем (Pethybridge, 1919) как сапрофитные виды *V. nubilum* и *V. nigrescens*), выделенные им из картофеля. Айзек установил патогенность хламидоспоровых форм для томатов, сохранив за ними названия, данные Петтбриджем. При этом Айзек (1953) описал еще 3-й вид, также патогенный для томатов и имеющий все 3 типа покоящейся стадии (микросклероции, дауермицелий и хламидоспоры). Однако в литературе имеются сведения относительно встречаемости хламидоспоровых структур и у микросклероциальной формы гриба (Бенкен, 1963; Соловьева, 1964).

В результате данной работы были выявлены все 3 морфологические формы, поражающие томаты в Узбекской ССР. На основании проведенного сравнительного морфологического анализа изолятов каждой формы обнаружено, что признак образования покоящейся стадии определенного типа не является характерным для популяции в целом. При рассеве изолятов получаются варианты с различной степенью выраженности этого признака. Конидиеносный аппарат, по-видимому, коррелятивно связан с образованием покоящейся стадии, так как варианты, обнаруживающие утрату способности образовывать покоящуюся стадию, имеют и упрощенный конидиеносный аппарат.

Данные по изучению углеводного питания гриба и отношения к различным pH среды, которые здесь не приводятся, показывают, что изменчивость по физиологическим особенностям достаточно велика внутри каждой морфологической формы, поэтому нет оснований относить 3 выше рассмотренные морфологические формы к разным видам. Они составляют внутривидовое разнообразие, благодаря которому вид сохраняется в природе, приспосабливаясь к различным условиям существования.

Литература

Бенкен А. А. (1963). Некоторые особенности паразитизма возбудителя вертициллезного увядания хлопчатника (*Verticillium dahliae* Kleb.). Тр. ВИЗР, 19. — Зюбрицкая О. (1936). Изучение условий прорастания микросклероциев *Verticillium dahliae* Kl. Тр. САГУ, VIII, b. 34. — Наумов Н. А. (1937). Методы микологических и фитопатологических исследований. — Соловьева А. И. и А. П. Мухамедова. (1964). Об изменчивости гриба вертициллиум. Хлопководство. 10.— Brandt W. H. (1964). Morphogenesis in *Verticillium*: effects of light and ultraviolet radiation on microsclerotia and melanin. Canad. Journ. Bot., 42, 8. — Carpenter C. W. (1918). Wilt diseases of okra and the *Verticillium* wilt problem. Journ. Agric. Res., XII, 9. — Engelhard A. W. (1957). Host index of *Verticillium albo-atrum* Reinke and Berth. (including *Verticillium dahliae* Kleb.). Plant Disease Reporter, 42. — Fordyce C. a. R. Green. (1964). Mechanism of variation in *Verticillium albo-atrum*. Phytopath., 54, 7. — Gordee K. S. a. C. L. Porter. (1961). Structure, germination and physiology of microsclerotia of *Verticillium albo-atrum*. Mycologia, 53. — Hansen H. N. (1938). The dual phenomenon in imperfect fungi. — Isaac I. (1949). A comparative study of pathogenic isolates of *Verticillium*. Trans. Brit. Mycol. Soc., 32. — Isaac I. (1953). A further comparative study of pathogenic isolates of *Verticillium*: *Verticillium nubilum* Pethybr. and *V. tricorpus* n. sp. Trans. Brit. mycol. Soc., 36. — Isaac I. a. Q. D. Mac Garvie. (1962). Germination of resting bodies in *Verticillium* species. Nature (Engl.), 195, 4843. — Isaac P. K. (1963). Abnormally Divergent Sectors in cultures of Filamentous Fungi. Nature, 200, 4904. — Kaiser W. J. (1964). Effects of light on growth and sporulation of the *Verticillium* wilt fungus. Phytopath., 54, 7. — Klebahn H. (1913). Beiträge zur Kenntnis der Fungi imperfecti I. Eine *Verticillium* Krankheit auf Dahlien. Myc. Zentralbl., III.— Nadakavukaren M. J. (1962). Ultrastructure of microsclerotia of *Verticillium albo-atrum*. Phytopath., 52, 8. — Pethybridge G. H. (1919). Notes on some saprophytic species of fungi associated with diseased potato plants and tubers. Trans. Brit. mycol. Soc., 6. — Presley J. T. (1941). Saltants from a monosporic culture of *Verticillium albo-atrum*. Phytopath., 31. — Reinke J. a. G. Berthold. (1879). Die Zersetzung der Kartoffel durch Pilze. Untersuch, Bot. Lab. Univ. Göttingen., 1. — Robinson D. B., R. H. Larson a. J. C. Walker. (1957). *Verticillium*-wilt of potato. Univ. Wisconsin Research Bull., 202. — Shnathorst W. C. (1962). The original of new mycelial growth in microsclerotial masses of *Verticillium albo-atrum* R. et B. Phytopath., 52, 1. — Van den Ende G. (1958). Untersuchungen über den Pflanzenparasiten *Verticillium albo-atrum* Reinke et Berth. Acta Bot. Neerl., 7, 5. — Van der Meer J. H. H. (1925). Verticillium-wilt of herbaceous and woody plants. Med. Landbouwhoogesch. (Wageningen), 28.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 15 X 1965)

УДК 582.287.238 : 632.523

Б. П. Васильков

НОВЫЙ ДЛЯ ФЛОРЫ СССР ЯДОВИТЫЙ ГРИБ *LEPIOTA BRUNNEO-INCARNATA* CHOD. ET MART.

С 2 рисунками

B. P. VASILJKOV. LEPIOTA BRUNNEO-INCARNATA CHOD. ET MART., A POISONOUS FUNGUS NEW FOR THE FLORA OF THE U. S. S. R.

В Средней Азии произрастает сравнительно небольшое число видов шляпочных грибов порядка *Agaricales*, и тем более таких, которые использовались бы в пищу местным населением. Из съедобных известны: несколько видов шампиньонов (*Agaricus* sp. sp., до сих пор точно не идентифицированных до вида), степной (пустынный) белый гриб *Pleutotus eryngii* (Fr.) Quel. и пустынный сморчок *Morchella steppicola* Zerova.

Эти виды с давних пор используются в пищу и ни о каких отравлениях грибами там не приходилось слышать. Поэтому было особенно удивительно получить сообщение о тяжелейшем отравлении, происшедшем в Средне-Чирчикском районе Ташкентской области, где отравились грибами две семьи колхозников, состоящие из трех человек взрослых и пяти детей в возрасте 7—12 лет, причем для двоих детей 9 и 12 лет отравление оказалось смертельным.

Сообщая в Ботанический институт АН СССР об этом случае, Ташкентская областная санитарно-эпидемиологическая станция в письме от 16 ноября 1965 г. просила установить вид гриба, вызвавшего отравление. Вместе с письмом были присланы история болезни и описание клинической картины отравления, а также оставшиеся неиспользованными грибы, помещенные в банку с формалином.

Из отмеченных документов узнаем, что грибы были собраны 11 ноября 1965 г. в поле в количестве соответственно 1 кг и 500 г на семью. В первой семье из грибов сварили суп, а во второй сварили их с соей, причем во второй семье грибы были предварительно намочены горячей водой, затем повторно отварены со слитием воды и только на третий раз сварены с соей. Через 10—14 часов после приема пищи у всех поевших грибы начались боли в желудке, а затем неукротимая рвота, понос, после чего пострадавшие были доставлены в больницу, где получили соответствующую медицинскую помощь. Шесть больных после этого почувствовали себя лучше, но состояние здоровья двух детей еще более ухудшилось, они впали в бессознательное состояние, появились общие тетанические судороги, резкий цианоз слизистых и кожи. Один из них умер вечером того же дня, а на следующий день утром умер второй. Смерть наступила в результате паралича дыхательного центра.

Как видно, картина отравления очень сходна с той, какая наблюдается при отравлении бледной поганкой *Amanita phalloides* (Fr.) Kumm. Как и в случаях с ней, ядовитость не исчезла после вымачивания грибов в горячей воде, последующего кипячения со слитием воды и окончательной варки; такой же длинный, 10—14 часов, инкубационный период между принятием грибов в пищу и первыми признаками заболевания; сходны и симптомы отравления. К сожалению, остались пока неизвестны результаты вскрытия трупов, чтобы можно было сравнить и патолого-анатомические изменения внутренних органов отравившихся.

Ознакомление с присланными неиспользованными грибами показало, что все они принадлежат к виду рода *Lepiota* Fr., секции *Ovisporae* (Lange) Kühner, среди представителей которой уже были известны ядовитые и подозрительные на ядовитость. Особенно в этом отношении был известен гриб *Lepiota helveola* Bres. sensu Joss., идентифицированный в последнее время Ортоном (Orton, 1960) с *L. scobinella* (Fr.) Gill., который был описан в специальной статье Жоссерана (Josserand, 1931) как виновник смертельного отравления молодой женщины, использовавшей его в пищу. Однако ботанический анализ ташкентских грибов сразу же показал, что это другой вид. По некоторым внешним признакам плодовых тел и по сравнительно более крупным спорам он определялся как *Lepiota brunneo-incarnata* Chod. et Mart., но окончательно об этом судить не позволяло то обстоятельство, что грибы были получены без описания их в свежем виде, законсервированными в формалине, от которого естественная окраска их изменилась, побурела. Учитывая это, мною было экстренно отправлено письмо в Ташкент к микологам Ботанического института Академии наук Узбекской ССР с просьбой, если еще возможно (была середина декабря), дополнительно собрать грибы в природе, в том же месте, где они были собраны впервые, и прислать их для ботанического анализа в Ленинград с возможно более полным описанием морфологических признаков. Вскоре необходимые данные были получены. Миколог Н. И. Гапоненко побывала в том колхозе, где произошло отравление, дополнительно собрала и описала грибы, которые там еще росли. Правда, сбор их в данном случае происходил уже после мороза, что отчасти повлияло на окраску грибов. Но все же после этого можно было определенно судить о принадлежности их к виду *Lepiota brunneo-incarnata*.

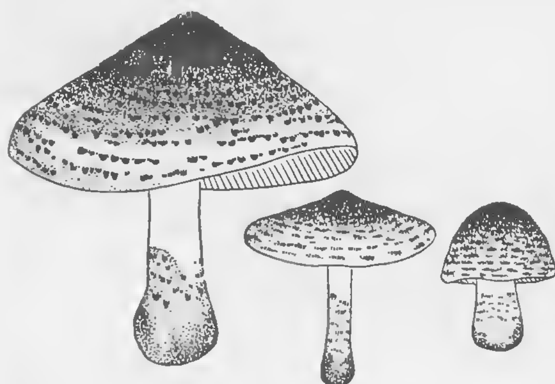


Рис. 1. *Lepiota brunneo-incarnata*. Натур. вел. (рис. Э. Л. Нездойминого).

Вид этот в СССР ранее нигде не отмечался, но когда производилось определение ташкентских образцов, в нашу Лабораторию микологии БИН АН СССР приехал А. С. Садыхов для определения шляпочных грибов, собранных им в Талыше (Закавказье, Азербайджанская ССР), и среди них как раз оказался один образец *Lepiota brunneo-incarnata*!

Поскольку данный вид не был известен в СССР и не был описан ни в одном из наших отечественных определителей грибов, приводим его описание.

Lepiota brunneo-incarnata Chod. et Mart. (Chodat et Martin, 1889 : 222; Saccardo, 1895 : 5) — *Lepiota helveola* Bres. (Bresadola, 1882 : 15, tab. 16, fig. 2) sensu Barla (1889 : 26, tab. 16 bis, fig. 1—6), Rea (1914 : 307, tab. 8) non al. — **Гриб-зонтик буро-розовый.**

Шляпка 2—4 (6.5) см в диаметре, сначала полушаровидная, потом распрямляется до распростертой, со слабо выраженным бугорком, с ровным, иногда слегка волнистым краем, в самом молодом возрасте гладкая, темно-коричневая, вскоре на поверхности растрескивается в направлении от края к средине и становится чешуйчатой от мелких, прижатых более или менее концентрических темно-коричневых чешуек на грязно-беловатом, розовато-инкарнатном основании. Пластинки свободные (не приросшие к ножке), посредине широкие, нечастые, по краю с пластиночками, белые, в молодости прикрытые белым нежным покрывалом, спускающимся на верхнюю часть ножки. Ножка 1.5—3×0.5—1 см, цилиндрическая или слегка утолщенная книзу, внутри выполненная рыхлой тканью, вверху белая, внизу буроватая, с буроватыми чешуйками, образующими приблизительно посередине высоты, вместе с едва заметными остатками белого покрывала, обычно неполное кольцо. Мякоть белая, на изломе не изменяется (после заморозка кремово-желтоватая), без особого запаха и вкуса (рис. 1). Гифы поверхности шляпки цилиндрические, 4—5 μ шириной, с булавовидными конечными клетками 11—12.5 μ ширины, с довольно многочисленными пряжками. Базидии булавовидные, 30—35×10—11 μ. Споры (7.5) 8—10 (11.5)×5—6 (6.5) μ, эллипсоидальные или овальные, к одному концу заостренные, бесцветные, от йода краснеют (рис. 2).

Произрастает на почве, вне леса, на травянистых участках.

В СССР: Кавказ, Талыш, Астаринский р-н, совхоз субтропических культур, в полезащитной полосе, 12 X 1965, собрал А. С. Садыхов; Средняя Азия, Ташкентская область, Средне-Чирчикский р-н, колхоз «Северный Маяк», по бокам сухого арыка, на непахотном участке земли, используемом под пастбище, среди ажрека (свинорой, *Cynodon dactylon* (L.) Pers. из сем. *Gramineae*) и мелкотравья, 13 XII 1965, собрала Н. И. Гапоненко.

Вне СССР: Швейцария (близ Женевы), Франция (близ Ниццы), Англия (графство Гэмпшир).

До сих пор вид *Lepiota brunneo-incarnata* в литературе никогда не отмечался как ядовитый, но ряд авторов, в том числе Кюнер и Романьези (Kühner et Romagnesi, 1953 : 400) все-таки предупреждали, что от его использования лучше воздерживаться. Такое предупреждение возникло, вероятно, потому, что к тому времени было уже известно об одном из близких видов, именно *Lepiota scobinella* (см. выше), что он обусловил смертельное отравление. Этот последний вид в русской и советской микологической литературе тоже не приводился и не было известно о его нахождении в пределах СССР. Однако в связи с данной работой при пересмотре гербария он был обнаружен в моих старых не определявшихся еще сборах из Среднего Поволжья (Татарская АССР окрестности г. Казани, Раифское лесничество, на вырубке широколиственного леса, у пня, 13 IX 1943), где он был встречен в одном единственном экземпляре.

Из этой же группы близких видов обнаружен был еще один, тоже не отмечавшийся ранее в СССР вид *Lepiota helveola* Bres. (Bresadola, 1927, tab. 32, fig. 2) sensu Moser (1955 : 137). Последний был собран тем же А. С. Садыховым в Талыше и был определен в нашей Лаборатории одновременно с *Lepiota brunneo-incarnata*.



Рис. 2. *Lepiota brunneo-incarnata*.

а — гифы поверхности шляпки (увел. 600); *б* — базидии (увел. 800); *в* — споры (увел. 800). (Рис. Э. Л. Нездойминого).

Сходство трех отмеченных видов состоит в том, что все они небольших (средних или даже малых) размеров, имеют чешуйчатые шляпки, в окраске шляпок и ножек более или менее заметна розоватая, лиловатая или красноватая окраска, свободные (не приросшие к ножке) белые широкие пластинки, овальные бесцветные споры следующих размеров: у *Lepiota brunneo-incarnata* 8—10×5—6 μ, у *L. helveola* 7.5—9×4—5 μ, у *L. scobinella* 6—7.5×4—4.5 μ.

По своему распространению все эти три вида грибов — южане, хотя иногда заходят и в среднюю полосу, в район распространения дубрав, но не севернее. Местонахождения их в Европе и в Азии пока очень немногочисленны и спорадичны, но это, вероятно, результат недостаточности соответствующих исследований и не отображает их действительное распространение.

В заключение можно еще сказать, что в связи со случившимся отравлением, Ташкентская областная санитарно-эпидемиологическая станция в своем письме, кроме просьбы об определении гриба, вызвавшего отравления, просила составить инструкцию по использованию грибов, которой можно было бы пользоваться при проведении санитарно-просветительной работы среди населения.

Чрезвычайно важно, чтобы само население и не только Ташкентской области, но и всего Советского Союза проявляло необходимую осторожность. Собирать и использовать в пищу можно только те виды грибов, которые хорошо известны как съедобные, никакие эксперименты в этом направлении без точного знания свойств грибов недопустимы.

Литература

Barla J. B. (1888—1889). Flore mycologique illustrée. Les champignons des Alpes Maritimes. Tab. 1—22. — Bresadola J. (1882). Fungi tridentini. I, 1882 : 15—26, tab. 16—30. — Bresadola J. (1927). Iconographia mycologica. I. Mediolani, tab. 1—50. — Chodat R. et Ch. Martin. (1889). Contributions mycologiques. Bull. Soc. Bot. Geneve, 5 : 221—227. — Josserand M. (1931). Note sur un empoisonnement grave causé par une Lepiote du groupe helveola. Bull. trim. Soc. Myc. Fr., 47, 1 : 52—71. — Kühner R. et H. Romagnesi. (1953). Flore analytique des champignons supérieurs (Agarics, Bolets, Chanterelles). — Moser M. (1955). Blätter- und Bauchpilze. In: H. Gams, Kleine Kryptogamenflora. IIb. — Rea C. (1914). New and rare British fungi. Trans. Brit. Myc. Soc., 4 : 307—317. — Saccardo P. A. (1895). Sylloge fungorum. II.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
г. Ленинград.

(Получено 22 II 1966).

УДК 582.288+582.285 (571.6)

Е. С. Нелен

РЕДКИЕ И ИНТЕРЕСНЫЕ ВИДЫ МИКРОМИЦЕТОВ С ЮГА ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

С 5 рисунками

E. S. NELEN. RARE AND INTERESTING SPECIES OF MICROMYCETES FROM THE SOUTHERN REGIONS OF THE SOVIET FAR EAST

При обработке микологического гербария, собранного в Амурской области и на о. Сахалине, выявлено 80 видов патогенных грибов, из которых 77 в отечественной литературе или указываются только как возможные для микофлоры Советского Союза или вовсе не упоминаются. Среди них имеются возбудители болезней сельскохозяйственных культур, цветочных растений, древесных пород и кустарников, входящих в ассортимент парковых насаждений. Почти все они, 75 видов — из группы несовершенных и только 2 вида ржавчинных грибов, это *Aecidium lythri* Diet. et Neg. (рис. 1, *а*), сильно поражающий в Амурской области *Lythrum salicaria* и *Lythrum virgatum*. Ржавчина на видах *Lythrum* была дважды собрана акад. В. Л. Комаровым в Маньчжурии

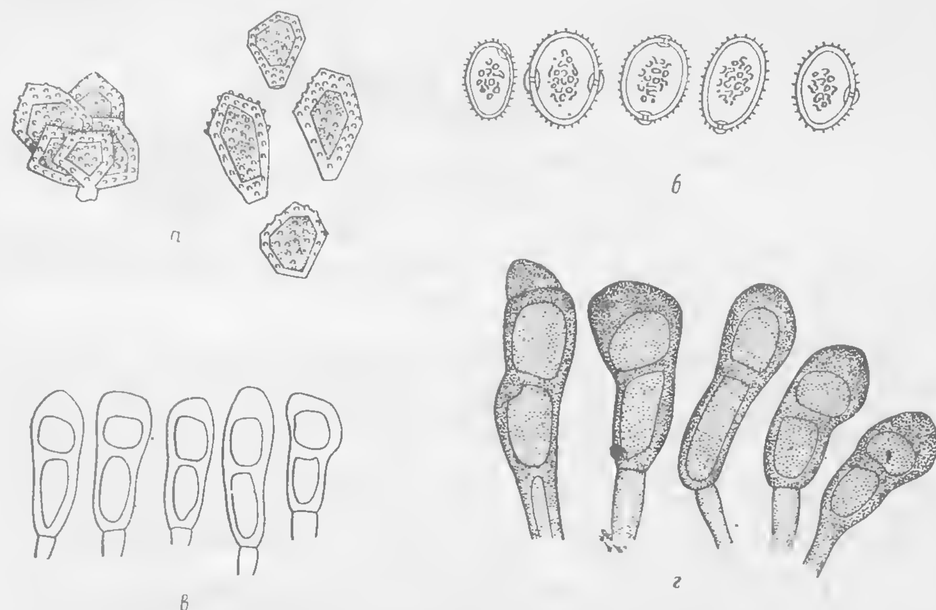


Рис. 1. Эцидиоспоры *Aecidium lythri* Diet. et Neg. (*а*); уредоспоры (*б*) и телейтоспоры (*в*) *Puccinia tokunagai* Ito et Kawai; *г* — тот же вид, рисунок телейтоспор, данный авторами этого вида. (Увел. оригин. рис. 400).

и приведена без диагноза В. Г. Траншелем (1939 : 283) под названием *Aecidium lythri* Tranz. ined. На юге о. Сахалина повсеместно встречается также *Puccinia* (*Miyabia*) *anaphalidis* (Miyabe) Tranz. на *Anaphalis margaritacea*. Поражение растений этим видом гриба, известным из Японии (Траншель, 1939 : 392), было сильным. Наконец из ржавчинных грибов, не относящихся к новым для микофлоры Советского Союза, следует упомянуть *Puccinia tokunagai* Ito et Kawai; она описана с южного Сахалина на *Leontopodium sachalinense* и позже была собрана на Памире (Головин, 1944 : 101) на *Anaphalis* sp. Этот вид интересен тем, что в Амурской области отмечено обильное развитие его уредопустул на *Leontopodium leontopodioides* (рис. 1, *б*), в то время как в оригинальном диагнозе вид был описан только в телейтостадии (Kawai a. Otani, 1931 : 236, fig. 3). Из других известных для СССР видов многие найдены на новых питающих растениях. Так, мучнисторосяной гриб *Erysiphe graminis* DC. собран на *Stipa sibirica* в окрестностях г. Шимановска Амурской области. Поражение растений было сильным. Возможно, что на этом питающем растении представлена новая форма этого вида. Интересно также отметить нахождение гриба *Podosphaera schlechtendalii* Lev. на листьях *Salix* sp. на о. Сахалине в с. Зональном. Этот вид гриба распространен в окрестностях Парижа. У нас был зарегистрирован в Кахетии, но образцы его затеряны (Ячевский, 1927 : 127).

Остальные интересные для микофлоры Советского Союза виды составляют, как уже указывалось выше, несовершенные грибы. Среди них порядок *Hyphales* насчиты

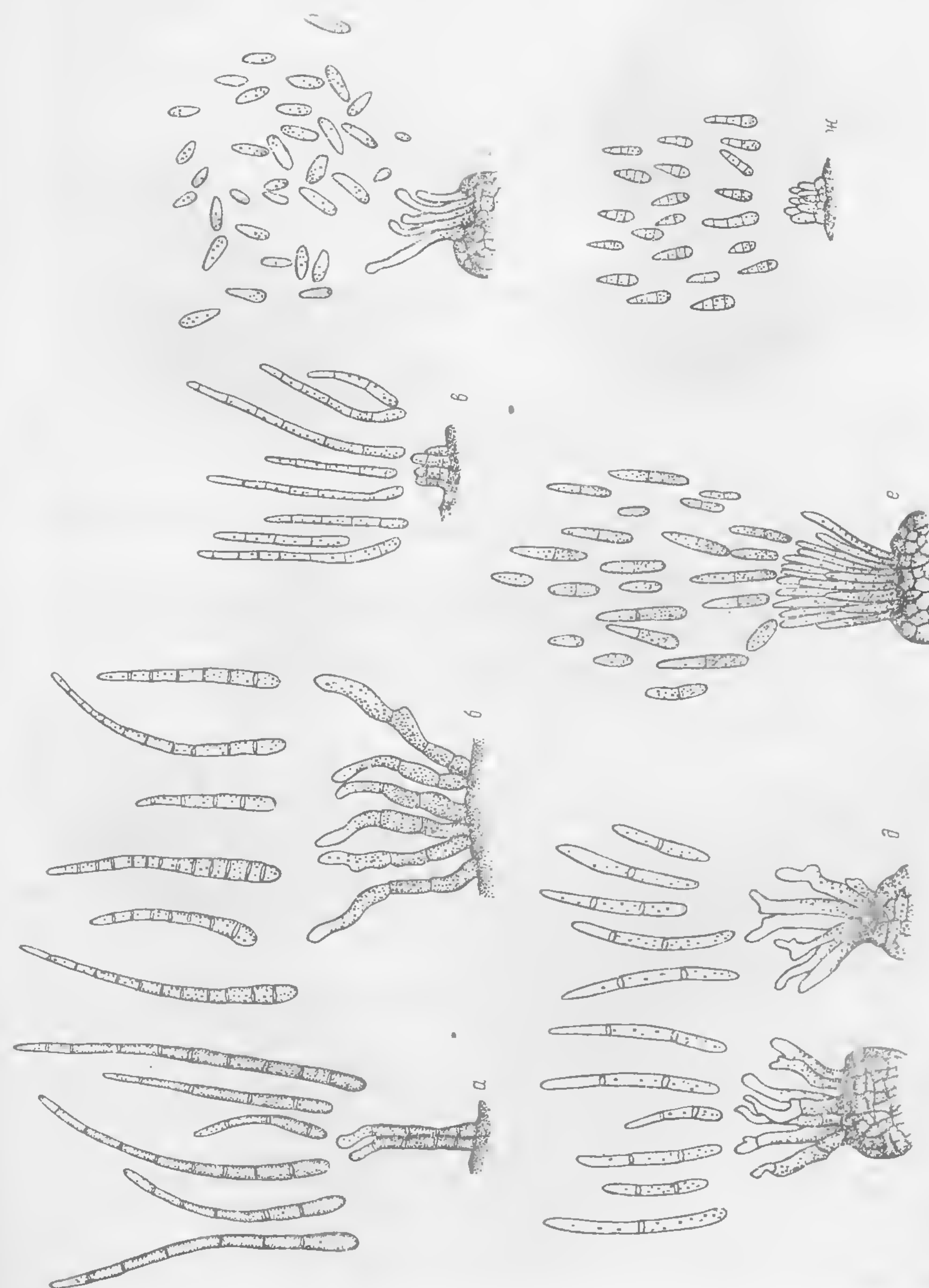


Рис. 2. Конидиеносцы и конидии различных видов микромицетов. (Увел. 400).

а — *Cercospora arctii-ambrosiae* Halst.; *б* — *C. lespedezae* Ell. et Dearn.; *в* — *Cercosporella nesleana* Baud. et Picl.; *г* — *Ovularia brassicae* Bres. et Allesch.; *д* — *Ramularia libanotidis* Bub.; *е* — *R. lycopi* Hollos; *ж* — *R. scelerata* Cooke.

вает 14 видов, *Acervulales* — 10 видов и *Pycnidiales* — 51 вид. Во время микофлористических исследований на юге Дальнего Востока наблюдалось массовое развитие и широкое распространение многих из них. Отмечалось особенно сильное поражение растений видами *Cercospora* и *Ramularia* во влажную, умеренно теплую погоду. В прохладный сравнительно засушливый период вегетации обильны пикнидиальные грибы — преимущественно представители рода *Phyllosticta*.

Для микромицетов юга Дальнего Востока, а следовательно, и для видов, впервые встреченных на территории СССР, характерно то, что размеры пикнид, лож, конидиеносцев и спор почти всегда больше, чем указано в оригинальных диагнозах.

В южных районах Амурской области повсеместно встречались и были обильны гифальные грибы *Cercospora arctii-ambrosiae* Halst. (рис. 2, *а*) на листьях *Arctium lappa*; *C. lespedezae* Ell. et Dearns (рис. 2, *б*) на листьях *Lespedeza striata*; *Cercosporella nesleana* Baud. et Picl. (рис. 2, *в*) на листьях *Neslea paniculata; Ramularia chenopodii* Speg. на листьях *Chenopodium album*; *R. concomitans* Ell. et Schw. на листьях

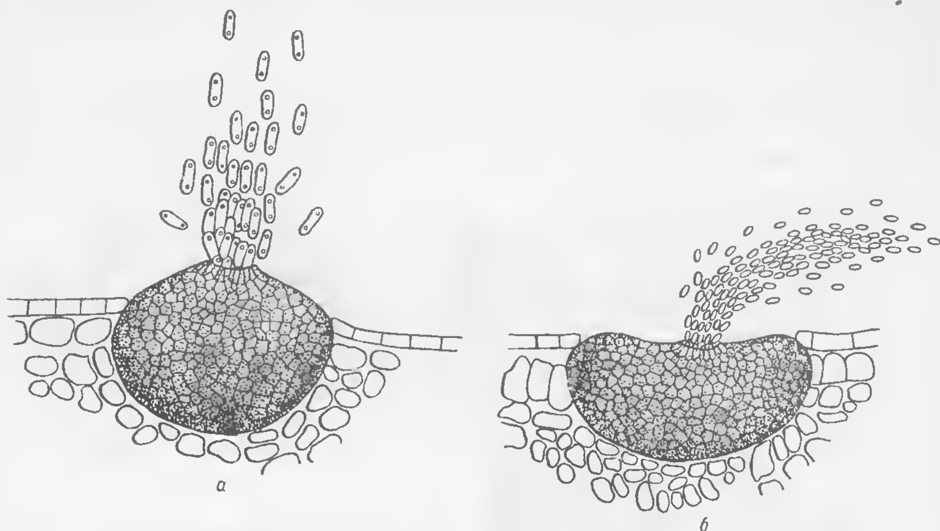


Рис. 3. Пикнида и стилоспоры *Phyllosticta citrullina* Chester (*а*) и пикнида и стилоспоры *Ph. delphinii* Clements (*б*). (Увел. 400).

Bidens tripartita; *R. libanotidis* Bub. (рис. 2, *д*) на листьях *Libanotis seseloides*; *R. lycopi* Holl. (рис. 2, *е*) на листьях *Lycopus sibiricus* и *R. sceleratus* Cke. (рис. 2, *ж*) на листьях *Ranunculus chinensis*.

В небольшом количестве встречены виды: *Cercospora populicola* Tharp. на *Salix viminalis*; *C. veronicae* A. L. Smith на *Veronica sibirica* и *Ramularia actaeae* Ell. et Holw. на *Cimicifuga simplex*. Тревогу вызывает обнаружение гриба *Ovularia brassicae* Bress. et Allesch. (рис. 2, *г*) на *Raphanus sativum*. Этот вид гриба встречался на *Brassica napus* var. *esculenta* (Васильевский и Каракулин, 1937 : 27). В местных почвенно-климатических условиях, где вегетационный период отличается повышенной влажностью воздуха и почвы, гриб может быстро распространиться. Поражая растения в сильной степени и вызывая раннее отмирание надземных частей, *Ovularia brassicae* заметно снизит количество и качество урожая. Этот гриб особенно опасен для салатных сортов *Brassica chinensis*.

Из многочисленных видов пикнидиальных грибов в Амурской области на дикорастущих растениях более частыми были *Ascochyta alismatis* Trail. на *Alisma plantago-aquatica*; *A. anemones* Kab. et Bub. на *Pulsatilla cernua*; *A. asteris* (Bres.) Gloyer на *Aster scaber*; *A. nobilis* Kab. et Bub. на листьях *Dictamnus dasycarpus*; *Phoma nebulosa* (Fr.) Berk. на листьях и стеблях *Lepidium virginicum* и *Phomopsis subordinaria* Trav. на *Plantago major*. В цветниках наблюдалось сильное поражение *Calendula officinalis* грибом *Ascochyta calendula* Syd. Очаг этого вида гриба обнаружен также в Хабаровском крае — в районе города Комсомольска-на-Амуре. Отмечено обильное развитие видов *Septoria ajugae* Bond. на *Ajuga multiflora; S. alabamensis* Atk. на *Nepeta lavandulacea*; *S. arabidis* Sacc. на *Arabis pendula*; *S. cercosperma* Rostr. на *Pedicularis resupinata*; *S. erigerontea* Peck. на *Erigeron annuus* и *E. acer* var. *manshuricus*; *S. gerberae* Syd. на *Gerbera anandria* и *S. swertiae* Pat. на *Swertia* (*Ophellia*) *chinensis*. Собран гриб *Sphaeropsis simillima* P. K. на веточках *Acer manshuricum*. Наблюдалось массовое развитие видов *Phyllosticta*, из которых многие образовывали аспекты. Это *Ph. bataticola* Ell. et Martin на *Ipomaea sibirica*; *Ph. commelinicola* Young на *Commelina communis*; *Ph. delphinii* Clements (рис. 3, *б*) на *Delphinium mackianum* var. *ussuriense*; *Ph. erysimi* Westd. на *Erysimum cheiranthoides*; *Ph. gentianellae* Massalango на *Gentiana detonsa* и *G. scabra*; *Ph. sonchi* Sacc. на *Sonchus arvensis*; *Ph. thalictri* West. на *Thalictrum chinense*. Частым был вид *Phyllosticta prostrata* Brun. на

Veronica sibirica. Отмечено развитие *Phyllosticta impatientis* Fautr. на *Impatiens balsamina*; *Ph. ipomoeae* Ell. et Ev. на *Ipomaea purpurea*; *Ph. lespedezae* Togashi на *Lespedeza juncea* и *Ph. citrullina* Chester (рис. 3, *а*) на *Citrullus vulgaris*. Серьезное внимание следует обратить на возбудителя бурой пятнистости листьев арбуза. Хотя поражение растений было слабым, очаг болезни — небольшим, но по аналогии с другими видами *Phyllosticta*, обильными на дикорастущих, цветочных и сельскохозяйственных растениях, нужно ожидать массового появления *Ph. citrullina* на посевах арбузов, а следовательно раннего усыхания листьев и плетей у растений и сокращения периода их вегетации. Причиной преждевременного массового усыхания листьев *Helianthus annuus* на больших площадях в Амурской области оказался гриб *Phyllosticta helianthi* Ell. et Ev. (рис. 4), о котором нет сведений в отечественной фитопатологической и микологической литературе.

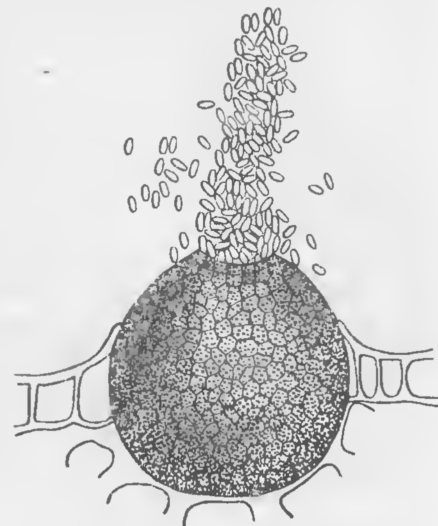


Рис. 4. Пикнида и стилоспоры *Phyllosticta helianthi* Ell. et Ev. (Увел. 400).

На о. Сахалине из гифомицетов встречены *Cercospora hydrangeana* Tharp. на листьях *Hydrangea paniculata* и *Ramularia monochorum* Bub. на *Euonymus* sp. Наблюдалось обильное развитие *Ramularia philadelphi* Sacc. на *Philadelphus latifolius*, *Ph. pallidus* и *Ph. coronarius* в декоративном питомнике г. Южно-Сахалинска. Поражение всех кустов было настолько сильным, что уже в начале августа листья были пожелтевшими, многие усыхали и скручивались в трубочку, что резко снижало декоративные качества этого красивого кустарника.

Из порядка *Acervulales* на о. Сахалине встречены возбудители опасного заболевания растений — антракноза *Gloeosporium conigenum* Sacc. et Roum. на *Abies sachalinensis*; *Gl. evonymi* Briosi et Cav. на *Euonymus sachalinensis*; *Gl. vancouveranum* Karak. на *Crataegus jazana*; *Cylindrosporium vaccarianum* Sacc. на *Angelica* sp. Широко распространен и обилен был вид *Sphaceloma plantaginis* Jenk. et Bitanc. на листьях *Plantago major*. Большой интерес представляет вид *Sphaceloma araliae* Jenk. (рис. 5), собранный на *Aralia schmidtii* в окрестностях г. Горнозаводска, где отмечен большой очаг этого вида, создавшего аспект. В монографии Н. И. Васильевского и Б. П. Каракулина (1950) не приведен диагноз этого гриба, известного на *Aralia spinosa*. Исследователи пишут, что в их распоряжении не было источников, откуда они могли бы взять описание этого вида. На сахалинских образцах листья *Aralia schmidtii* были покрыты буровато-зелеными, бурыми или светло-бурыми угловатыми пятнами, ограниченными жилками листа. Мелкие пятна сливались в крупные. Нижняя сторона листьев была усеяна черными слегка выпуклыми точками. Это — тесно скученные ложа, образующиеся на сплетениях темно-коричневых гиф. Ложа 75—85 μ, округлые или шаровидно-приплюснутые, оболочка их коричневая, сверху они прикрыты эпидермисом, конидиеносцы очень короткие, гиалиновые, споры цилиндрические с суженными концами, бесцветные, очень мелкие 3.5—5.0×0.5—1.0 μ.

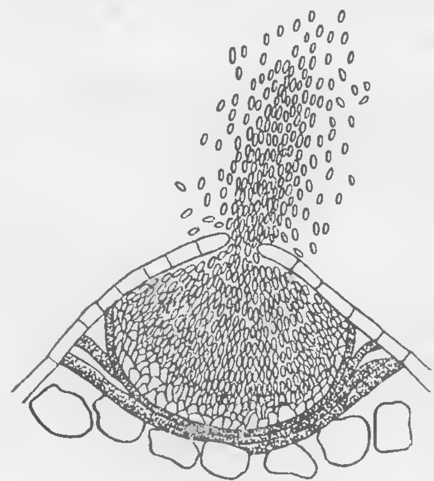


Рис. 5. Ложе и конидии *Sphaceloma araliae* Jenk. (Увел. 400).

При обследовании опытных участков, сортоучастков и питомников впервые встречены возбудители антракноза — *Gloeosporium bartholomaei* Dearn. на ветках и плодах *Ribes rubrum*; *Gl. socium* Sacc. на *Phaseolus vulgaris* и *Colletotrichum chardonianum* Nolla на *Allium sativum*. Поражение растений было слабым, но обнаружение этих патогенных видов грибов настораживает. Необходимо принять все известные меры по защите растений для ликвидации пока небольших очагов болезней. Так, надо соблюдать правила чередования культур, создавать высокий агрофон, проводить внекорневые подкормки молодых растений растворами смеси солей микроэлементов меди, марганца, цинка и бора для повышения устойчивости растений к поражениям патогенными грибами, регулярно проводить профилактические обработки фунгицидами, содержащими медь, уничтожать пораженные растительные остатки, а у смородины

вырезать и сжигать больные побеги. Эти основные приемы рекомендуются и в борьбе с различными пятнистостями листьев.

Из порядка пикнидиальных на южном Сахалине встречен целый ряд интересных видов. Так, усыхание побегов элеутерококка колючего вызывал гриб *Phoma araliae* Cooke et Mass., а листьев — *Phyllosticta araliae* Ell. et Ev., отмеченная также на *Aralia schmidtii* и *Kalopanax septemlobum*. Усохшие побеги были обильно покрыты дискомицетом *Tryblidaria sibirica* Petz. Впервые обнаружены виды *Ascochyta juglandis* Bolt. на листьях *Juglans sieboldiana*; *Diplodia populi* Fckl. на листьях *Populus pyramidalis*; *Phoma phellodendri* Bres. на веточках *Phellodendron sachalinense*; *Phomopsis sorbicola* Grove на веточках *Sorbus commixta*; *Ph. ramealis* Died. на веточках *Euonymus sachalinensis*; *Ph. salicina* Died. на веточках *Salix hultenii* и *S. nipponica*; *Ph. filipendulina* Sacc. et Speg. на *Spiraea humilis*; *Ph. haynaldi* R. et S. на *Ilex rugosa*; *Ph. trillii* Pk. на *Trillium obovatum*; *Diplodina cirsii* Grove на *Cirsium* sp.; *Septoria ulmi* Ell. et Ev. на *Ulmus propinqua*; *Stagonospora populi* Ell. et Barthol. на *Populus nigra*; *St. cornicola* Earll. на *Cornus canadensis* и *Cytospora vaccinii* Died. на *Vaccinium ovalifolium*. Эндемичный вид *Septoria picridis* T. Ish. встречался повсеместно в районах южного Сахалина на *Picris japonica*. Значительное количество видов не встреченных ранее на территории нашей страны обнаружено на *Sambucus miquelii*. Среди них возбудители пятнистостей листьев — *Ascochyta sambuci* Sacc., *Ascochytula deformis* Grove и *Stagonospora caespitosa* (B. et C.) Sacc., а также виды, вызывающие усыхание молодых побегов, — *Dothiorella macrospora* (B. et C.) Sacc., *Stagonospora caespitosa* (B. et C.) Sacc., *Hendersonia sambuci* Müller и *Cytospora sambuci* Died.

В Дальневосточном ботаническом саду АН СССР обнаружены *Ascochyta althaeina* Sacc. et Bizz. на *Sidalcea malviflora*; *Gloeosporium macrophomoides* Sacc. на *Sesamum indicum*; *Phyllosticta aizoi* Cooke на *Sedum ussuriense*; *Ph. calystegiae* Sacc. на *Calystegia rosea* и *Ph. physaleos* Sacc. на *Physalis alkekengi*.

Микофлористические исследования представляют не только теоретический интерес — пополняют список микромицетов Дальнего Востока и Советского Союза, позволяют установить закономерности их распределения и т. п.,— но имеют и большое практическое значение — дают возможность своевременно выявить очаги опасных болезней полезных растений и обратить на них внимание фитопатологов.

Литература

Васильевский Н. И. и Б. П. Каракулин. (1937, 1950). Паразитные несовершенные грибы, I, II. — Головин П. Н. (1944). Закономерности распределения микологической флоры на Памире. Изв. Таджикск. фил. АН СССР. 8. — Траншель В. Г. (1939). Обзор ржавчинных грибов СССР.— Ячевский А. А. (1927). Карманный определитель грибов, 2. Мучнисторосяные грибы. — Kawai K. a. H. Otani. (1931). A provisional list of fungi collected in Southern Saghalien. Sapporo Natural Hist. Soc., XI, 4.

Биолого-почвенный институт
Дальневосточного филиала
Сибирского отделения АН СССР,
г. Владивосток.

(Получено 10 XI 1964).

УДК 581.9 (575.0)

Л. Е. Маркова

СТАТИСТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ОДНОЛЕТНИХ РАСТЕНИЙ СРЕДНЕЙ АЗИИ

С 8 рисунками

L. E. MARKOVA. A STATISTICAL SURVEY OF THE MIDDLE-ASIATIC ANNUAL PLANTS

За последнее десятилетие в литературе уделяется большое внимание среднеазиатским эфемерам — однолетним растениям с коротким периодом вегетации, приуроченным к мезотермическому времени года. До настоящего времени не произведено статистического анализа их, так же как и всех вообще однолетних растений Средней Азии.

В данной работе [1] мы попытались произвести статистический анализ всех однолетних растений Средней Азии и на основании его подойти к характеристике эфемеров.

Среднюю Азию мы понимаем в границах, принятых во «Флоре СССР» и в готовящемся к изданию «Определителе растений Средней Азии». Западной границей является побережье Каспийского моря и р. Урал, северной — ломаная линия, проходящая по

[1] Работа выполнена под руководством А. И. Введенского, за что приношу ему сердечную благодарность.

северной границе полупустынь между 47—52° с. ш., восточная и южная проходят по государственной границе СССР (рис. 1).

Общепринятой схемы географического районирования Средней Азии еще нет, по климатологи (Молчанов, 1925; Алисов, 1956), агроклиматологи (Шредер, 1909; Бабушкин, 1960; Скворцов, 1960 г.; Бабушкин и Когай, 1964), почвоведы (Герасимов, 1933; Коровин и Розанов, 1938), геоботаники (Коровин, 1934, 1962; Прозоровский, 1935, и др.) неоднократно предлагали свое районирование в границах СССР. В. М. Четыркин (1960) дал довольно полную характеристику Средней Азии, ее границ и связей с сопредельными странами.

Согласно принятой нами схеме, северная граница Средней Азии проходит от Тюб-Караганского маяка на берегу Каспийского моря, по сложно искривленной линии северного чинка Устюрта до южной окраины Мугоджарских гор, поднимается на северо-восток и дугой охватывает Тургайский бассейн, поднимаясь на отроги гор Улу-Тау, затем круто спускается по ним к югу до наиболее значительных высот Улутауcских гор. От этих последних граница следует на восток водораздельными гребнями Казахской складчатой страны, охватывая истоки рек Сары-Су, Моинты и Токрау,

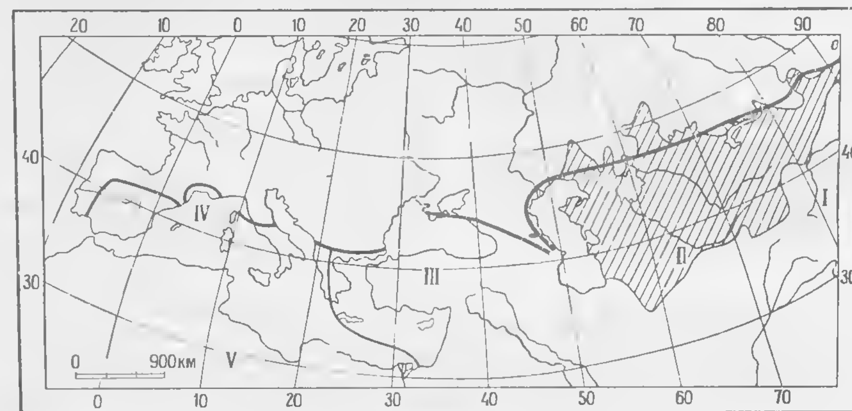


Рис. 1. Область распространения однолетних среднеазиатских эндемов (заштриховано). Здесь и на рис. 3—8 римскими цифрами обозначены флористические провинции Древнего Средиземья по М. Г. Попову (1950): I — Монгольская, II — Иранская, III — Восточносредиземноморская, IV — Южноевропейская.

на юго-востоке достигает хребта Тарбагатай у перевала Хабара-Су. Далее этого перевала граница Средней Азии совпадает с государственной границей СССР с Китаем, затем проходит по южной границе СССР, отделяя от Средней Азии Восточный Памир, опускается по государственной границе на юг и включает участки Афганистана, выходя южнее Кушки к государственной границе, идет до Ашхабада, а затем поднимается на северо-запад по Красноводской железной дороге до г. Красноводска и далее проходит вдоль Каспийского моря, которое является западной границей. В общем границы Средней Азии, принятые Четыркиным, в значительной мере совпадают с ее границами, принятыми для «Определителя растений Средней Азии».

Территория Средней Азии в указанном понимании состоит из 3 геофаций: Туранской, Джунгаро-Тяньшанской и Центральноказахстанской, которые соответственно тяготеют к Средиземноморско-Переднеазиатскому, Центральноазиатскому и Европейскому геотипам.

Для указанной территории характерно неравномерное выпадение осадков и различная напряженность температурного фактора в течение года. Это позволяет говорить о наличии двух сезонов, зимнего и летнего, вегетационного и невегетационного. В зависимости от продолжительности этих сезонов растягивается или сокращается мезотермическая фаза, которая обусловливает сроки вегетации растений.

В Туранской геофации летнее полугодие почти невегетационное из-за полного отсутствия осадков и очень высоких температур, а осенне-зимне-весеннее полугодие вегетационное, так как основная доля осадков выпадает именно в это время года при достаточно высокой температуре. Режим достаточного увлажнения и температуры благоприятен для развития зимневегетирующих растений. Эти черты климата сближают данную область с Ираном, Афганистаном и Восточным Средиземьем (рис. 2).

Совершенно иной режим выпадения осадков и температур имеет место в Джунгаро-Тяньшанской геофации, где основная часть влаги приходится на летне-осенний период и в зимнем полугодии вегетация не возможна вследствие низких температур, при почти полном отсутствии дождей. Поэтому в растительном покрове отсутствуют растения с осенне-зимне-весенней вегетацией. Такие черты климата почти полностью соответствуют режиму выпадения осадков в Монголии, Кашгарии и Тибете (рис. 2).

Что же касается Центральноказахстанской геофации, то здесь как зимой, так и летом количество осадков невелико, зимний период благодаря преобладанию низких отрицательных температур не является вегетационным, а летом, хотя температуры и

невысоки, малое количество осадков обеспечивает рост только ксерофилизованных видов растений. Все это сближает данную геофацию с югом европейской части СССР (рис. 2).

Между указанными выше типовыми сезонными условиями вегетации существует целый ряд переходов, особенно в весеннем и осеннем периодах. В указанных нами границах Средней Азии насчитывается 1369 однолетних видов, которые относятся к 407 родам и 52 семействам. Это количество составляет приблизительно 1/4 часть всего видового состава среднеазиатской флоры.

Материалом для составления списка и таблицы [1] послужили «Флора СССР» и «Флоры» союзных республик Средней Азии и Закавказья, определители растений СССР и союзных республик, флоры и определители сопредельных со Средней Азией стран и стран области Средиземья. В список не включены растения культурные и культивируемые, а также случайно занесенные, не получившие сколько-нибудь широкого распространения. Необходимость составления такого списка возникла в связи с изучением группы однолетних растений-эфемеров Средней Азии.

Рис. 2. Режим выпадения атмосферных осадков в Средней Азии. (По Четыркину, 1960). Геофации: *1* — Туранская, *2* — Джунгаро-Тяньшанская, *3* — Центральноказахстанская.

Все однолетние растения Средней Азии распределены нами в 9 групп, в зависимости от распространения по районам, принятым во «Флоре СССР», а также по более мелким районам, намеченным М. Г. Поповым (1950) при разделении области Древнего Средиземья и Бореальной области.

Принятые нами группы (см. таблицу) характеризуются следующими особенностями.

1. Эндемы Средней Азии (рис. 1)[1] — едва ли не самая крупная группа, включает 282 вида, т. е. около 21% от общего числа однолетников (см. группу 3 в таблице). В основном они принадлежат к первым 20 семействам таблицы. Наибольшее их число в семействах *Chenopodiaceae* (73 вида, или 34% от количества видов в данном семействе), *Compositae* (42 вида, или 31.6%), *Boraginaceae* (29 видов, или 37.8%), *Capparidaceae* (5 видов, или 55.5%) и др.

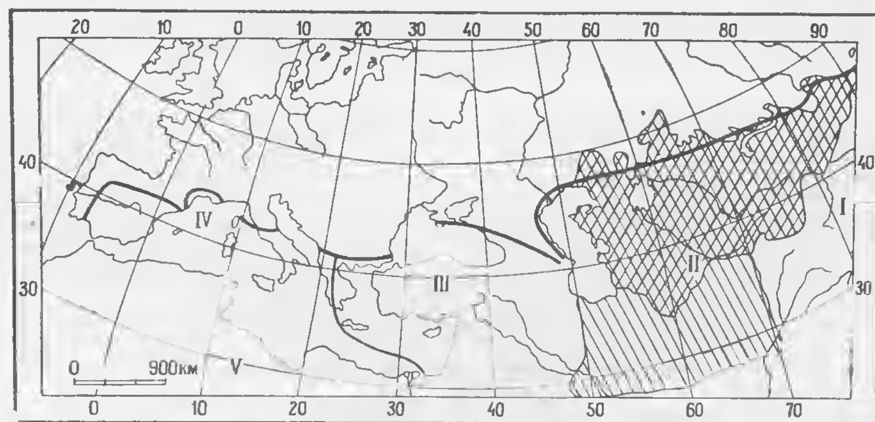


Рис. 3. Область распространения растений Средней Азии, встречающихся также в Иране и Афганистане. (Здесь и на рис. 4—8 территория Средней Азии выделена двойной штриховкой).

2. Растения Средней Азии, встречающиеся также в Иране и в Афганистане (рис. 3). Насчитывают 204 вида, или 15% от общего числа однолетников, причем так же, как и в первой группе, основное их количество сосредоточено в первых 20 семействах таблицы. Если принять во внимание, что Средняя Азия, Иран и Афганистан по схеме М. Г. Попова составляют единую Иранскую провинцию области Древнего Средиземья, то получается, что 36% всех однолетников распространено в этой провинции.

3. Растения Средней Азии, встречающиеся также в Восточном Средиземноморье, в Передней Азии, на Балканах, в Ливии, Египте и на Кавказе (рис. 4). Эта группа наиболее многочисленна — 290 видов, или более 21% от общего числа однолетников. Наибольшее число их в семействах *Gramineae* (43 вида, или 37%), *Compositae* (27 видов, или 18%), *Leguminosae* (25 видов, или 27%), *Valerianaceae* (17 видов, или 63%) и т. д.

[1] В таблице семейства расположены в порядке убывания числа видов.

Статистический и географический обзор однолетних растений Средней Азии

Семейства	Количество видов	Количество родов	Количество однолетних видов в пределах области Древнего Средиземья и за его пределами по группам (1—9): 1	2	3	4	5	6	7	8	9	Количество видов, не разнесенных по группам	Процент эндемов от общего числа видов	Сроки цветения: II—III	III—IV	IV—V	V—VI	VII—IX	Количество видов, не разнесенных по группам
Chenopodiaceae	214	38	73	24	23	—	35	24	17	11	—	7	34.0	—	15	21	49	129	—
Cruciferae	145	61	28	34	27	—	15	2	11	20	5	3	19.3	33	72	81	6	3	—
Compositae	143	67	45	28	28	4	4	4	9	13	7	1	31.6	4	54	32	30	23	—
Gramineae	113	47	7	3	42	4	5	2	6	28	4	12	6.2	3	37	37	8	17	—
Leguminosae	89	11	15	17	25	4	—	1	5	18	—	4	16.8	4	52	24	5	1	—
Boraginaceae	77	17	29	11	12	2	5	7	6	2	—	3	37.8	9	36	20	5	4	—
Caryophyllaceae	64	21	8	7	21	3	2	3	3	4	1	12	14.7	4	22	18	4	4	—
Scrophulariaceae	48	15	15	7	6	—	—	—	1	—	—	19	10.4	4	13	4	11	10	—
Polygonaceae	37	4	5	5	4	1	1	6	4	11	—	—	12.8	—	4	8	14	9	—
Labiatae	38	19	6	11	8	—	3	1	2	1	4	2	15.7	1	8	13	8	6	—
Euphorbiaceae	30	4	10	8	3	—	5	—	—	3	1	—	33.3	1	10	12	9	—	—
Cuscutaceae	30	1	10	5	1	—	1	2	1	6	3	1	35.8	—	1	3	13	12	—
Umbelliferae	27	14	3	6	8	—	—	—	1	5	2	2	11.1	—	7	18	2	—	—
Rubiaceae	27	6	9	2	11	1	—	1	—	3	—	—	33.3		12	12	3	—	—
Valerianaceae	27	1	4	5	17	—	—	—	1	—	—	—	14.8	3	18	3	1	2	—
Ranunculaceae	24	7	6	4	5	—	—	2	—	5	—	2	25.0	3	9	6	4	—	—
Cyperaceae	24	8	—	—	1	—	1	5	8	7	—	2	—	—	—	1	4	16	—
Gentianaceae	19	2	1	—	1	1	13	2	1	—	—	—	5.2	—	3	4	5	9	—
Orobanchaceae	19	1	5	7	6	—	—	—	1	—	—	—	26.3	—	3	14	1	1	—
Papaveraceae	18	5	3	4	4	—	1	—	4	2	—	—	18.6	3	14	2	1	—	—
Lythraceae	16	5	—	—	4	2	—	3	2	5	—	—	—	—	—	1	5	9	—
Solanaceae	14	5	—	—	—	—	—	—	—	5	9	—	—	—	1	—	3	10	—
Malvaceae	12	7	—	—	2	—	—	—	—	7	2	1	—	—	4	3	2	3	—
Geraniaceae	12	2	1	1	6	—	—	—	4	—	—	—	8.3	1	7	4	—	—	—
Amaranthaceae	9	1	—	—	—	—	—	—	—	7	2	—	—	—	—	—	5	4	—
Capparidaceae	9	1	5	3	1	—	—	—	—	—	—	—	55.5	—	—	—	1	8	—
Plantaginaceae	8	1	—	3	2	1	2	—	—	—	—	—	—	—	5	2	—	1	—
Dipsacaceae	8	2	—	—	7	—	—	—	1	—	—	—	—	—	4	4	—	—	—

ТАБЛИЦА (*продолжение*)

Свойства	Количество видов	Количество родов	Количество однолетних видов в пределах области Древнего Средиземья и за его пределами по группам (1—9)									Количество видов, не разнесенных по группам	Процент эндемов от общего числа видов	Сроки цветения					Количество видов, не разнесенных по группам
			1	2	3	4	5	6	7	8	9			II—III	III—IV	IV—V	V—VI	VII—IX	
Primulaceae	7	3	—	—	1	—	2	—	3	1	—	—	—	1	2	3	1	—	—
Plumbaginaceae	7	2	2	3	1	—	1	—	—	—	—	—	28.8	—	5	—	—	2	—
Juncaceae	7	1	—	—	2	—	—	3	2	—	—	—	—	—	—	5	1	1	—
Elatinaceae	6	2	—	—	1	—	1	2	1	—	1	—	—	—	—	—	4	2	—
Balsaminaceae	4	1	1	—	1	—	—	1	1	—	—	—	25.0	—	—	2	2	—	—
Zygophyllaceae	4	2	—	2	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—	2	2	—	—	—
Urticaceae	3	1	—	—	2	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1	2	—
Crassulaceae	3	2	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	2	1	—	—	—	—
Violaceae	3	1	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—	—	—	—	—
Najadaceae	3	1	—	—	—	—	—	—	2	—	1	—	—	—	—	—	1	2	—
Campanulaceae	2	3	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	1	—
Callitrichaceae	3	1	—	—	—	—	—	—	3	—	—	—	—	—	—	3	—	—	—
Resedaceae	2	1	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	1	1	—	—
Cistaceae	2	1	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—
Thymelaeaceae	2	2	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—
Aizoaceae	2	1	—	—	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—	1	—	1	—	—
Cynomoriaceae	1	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—
Portulacaceae	1	1	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—
Linaceae	1	1	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
Frankeniaceae	1	1	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—
Onagraceae	1	1	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1	—
Cucurbitaceae	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1	—
Eriocaulaceae	1	1	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—
Moraceae	1	1	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	1	—	—	—
Итого	1369	407	294	202	290	25	97	71	104	171	44	71	—	75	430	321	215	292	27
Процент от общего числа однолетников	—	—	21	15	21	2	7	5	8	13	3	5	—	5	31	23	17	22	2

4. Растения Средней Азии, находимые также в западном Средиземноморье (рис. 5). Это самая малочисленная группа. Она состоит из 26 видов, что составляет менее 2% от общего числа однолетников. В небольшом количестве виды этой группы отмечены в семействах *Compositae* (4 вида), *Gramineae* (4 вида), *Leguminosae* (4 вида) и *Caryophyllaceae* (3 вида) и т. д.

5. Растения Средней Азии, известные также в Монголии, Кашгарии, Джунгарии и Тибете (рис. 6). Эта группа, также немногочисленная, насчитывает всего 98 ви-

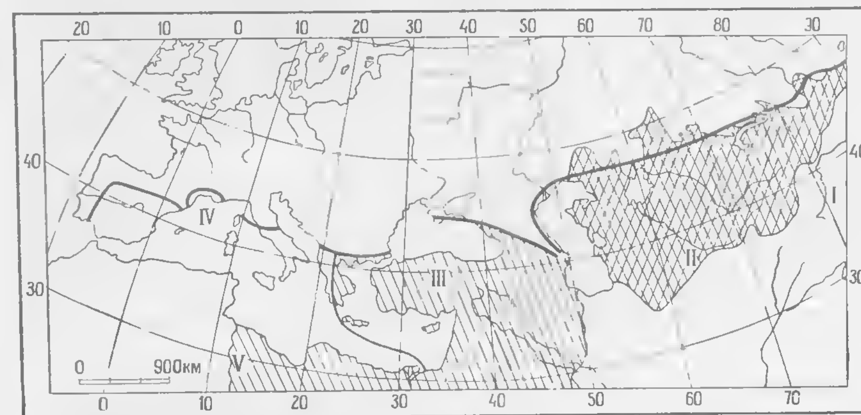


Рис. 4. Область распространения растений Средней Азии, встречающихся также в Восточном Средиземноморье, Передней Азии, на Балканах, в Ливии, Египте и на Кавказе.

дов, или 7% от общего числа однолетников. Наибольшее число видов — в семействах *Chenopodiaceae* (35 видов, или 16%), *Cruciferae* (15 видов, или 13%), *Gentianaceae* (13 видов, или 68%).

Эти первые 5 групп в сумме охватывают 900 видов, или 66% однолетников. Они и составляют характерный элемент флоры «Древнего Средиземья» М. Г. Попова.

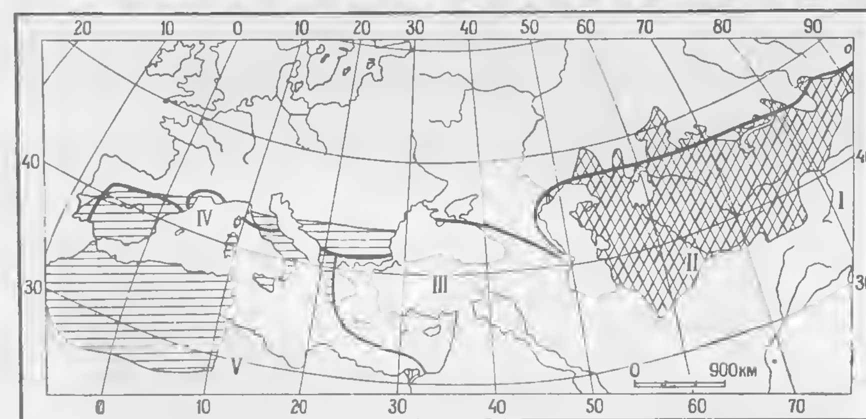


Рис. 5. Область распространения растений Средней Азии, встречающихся также в западном Средиземноморье.

6. Растения Средней Азии, распространенные, кроме того, в Центральном и Северном Казахстане и в европейской части СССР до Арктики (рис. 7). Эта группа состоит из 70 видов, или 5% от общего числа. Основное количество видов сосредоточено в семействе *Chenopodiaceae* (24 вида, или 11%); отдельные виды этой группы — в различных других семействах.

7. Растения Средней Азии, встречающиеся также на юго-востоке европейской части СССР, в Западной Сибири, на Кавказе, в Джунгарии, Кашгарии, Иране, Афганистане и во всех вышеперечисленных группах (рис. 8). В этой группе 103 вида, что составляет 8% от общего числа однолетников. По своей природе виды этой группы — факультативные сорняки. Большое число видов — в семействах *Chenopodiaceae* (17 видов, или 8%) и *Cruciferae* (11 видов, или 8%), в значительно меньшем количестве виды

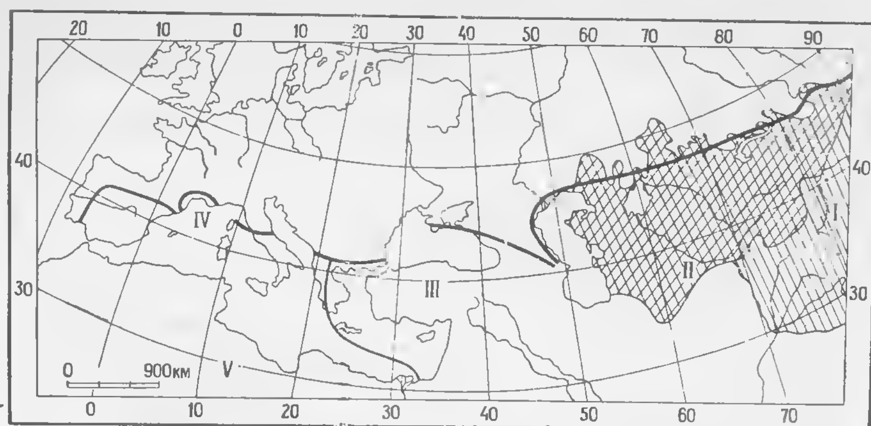


Рис. 6. Область распространения растений Средней Азии, встречающихся также в Монголии, Кашгарии, Джунгарии и Тибете.

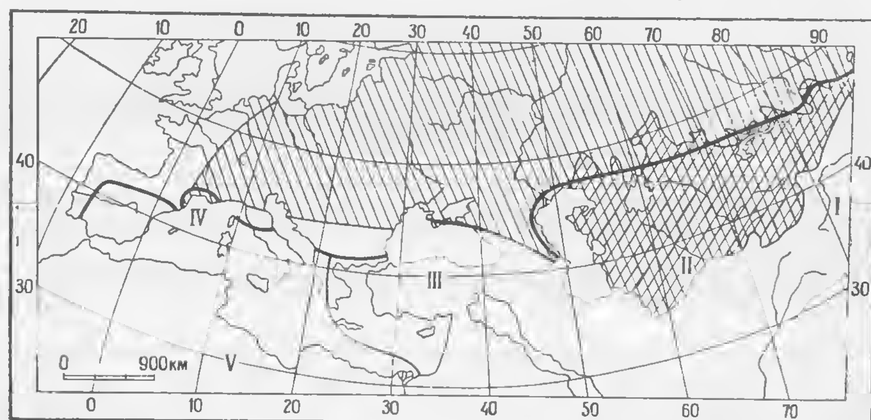


Рис. 7. Область распространения растений Средней Азии, встречающихся также в Центральном и Северном Казахстане и в европейской части СССР до Арктики.

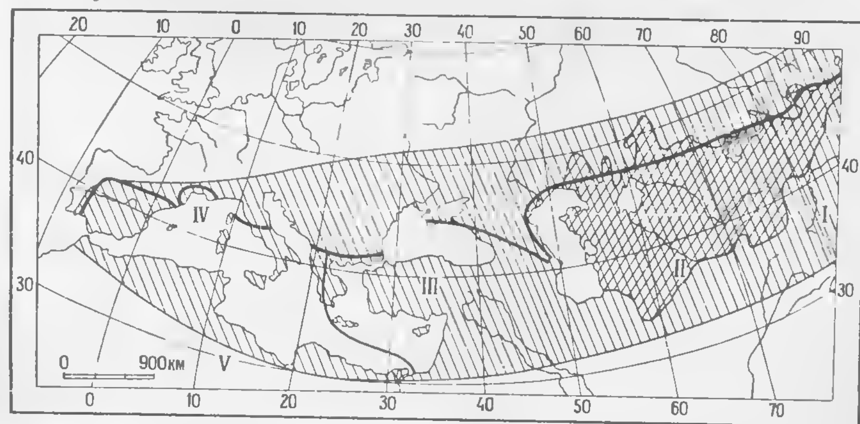


Рис. 8. Область распространения растений Средней Азии, встречающихся также на юго-востоке европейской части СССР, на Кавказе, в Джунгарии, Кашгарии, Иране, Афганистане.

этой группы отмечены в семействах *Compositae* (8 видов), *Boraginaceae* (6 видов) и других.

8. Сорные растения, о которых трудно сказать, аутохтонные они или заносные. Всего 174 вида, что составляет 13% от общего числа однолетников. Самое большое количество их приходится на семейства *Gramineae* (28 видов, или 16%) и *Leguminosae* (18 видов, или менее 10%), затем в убывающем порядке они относятся к семействам *Cruciferae*, *Cuscutaceae*, *Malvaceae* и т. д.

9. Сорные растения, недавно случайно занесенные в Среднюю Азию, но уже начинающие широко распространяться. В эту же группу включаются сорняки оазисов. Всего их 45 видов, или несколько более 3% от общего числа однолетников. Самое большое количество видов этой группы — в семействе *Solanaceae* (9 видов), *Compositae* (7 видов), затем в небольшом количестве они отмечены в семействах *Cruciferae* (5 видов), *Gramineae* (4 вида), *Labiatae* (4 вида) и т. д. 322 вида, или 24% от общего числа однолетников Средней Азии, составляют сорняки.

Из общего количества 1369 видов однолетников, 71 вид не включены в эти 9 групп.

В приводимой таблице первые 20 семейств содержат основное количество видов. Наиболее богаты видами-однолетниками — семейства *Chenopodiaceae*, *Cruciferae*, *Compositae*, *Gramineae*, *Leguminosae*, *Boraginaceae*, *Caryophyllaceae*, *Scrophulariaceae* и др. Следующие за ними семейства, хотя они и менее богаты однолетниками, но все же являются ведущими в исследуемой области. Некоторые семейства (*Capparidaceae*, *Plumbaginaceae*, *Balsaminaceae*), хотя и содержат малое число видов, но выделяются по количеству в них эндемов. Сравним расположение ведущих семейств в выделенных нами группах.

В первой группе, эндемов Средней Азии, самое большое количество видов отмечено в семействах: [1] *Chenopodiaceae* (73 вида), *Compositae* (45), *Boraginaceae* (29), *Cruciferae* (28), *Leguminosae* (15 видов).

Во второй группе, Среднеазиатско-Ирано-Афганской, по богатству однолетниками выделяются: *Cruciferae* (34 вида), *Compositae* (27), *Chenopodiaceae* (27), *Leguminosae* (17), *Labiatae* (11 видов).

В третьей группе, Среднеазиатско-Восточносредиземноморской, — *Gramineae* (42 вида), *Compositae* (28), *Cruciferae* (27), *Leguminosae* (25), *Chenopodiaceae* (23 вида).

В четвертой группе, Среднеазиатско-Западносредиземноморской, вообще не приходится говорить о многовидовых семействах, а ведущие семейства — *Compositae*, *Gramineae*, *Leguminosae* — представлены всего 4 видами каждое, последующие семейства этой группы содержат по 2 или по 1 виду.

Совершенно иное расположение семейств в пятой группе — Среднеазиатско-Монголо-Тибетской: *Chenopodiaceae* (35 видов), *Cruciferae* (15), *Gentianaceae* (13), *Gramineae* (5), *Boraginaceae* (5 видов).

В шестой группе, Среднеазиатско-Европейско-Казахстанской, выделяются следующие семейства: *Chenopodiaceae* (24 вида), *Polygonaceae* (6), *Cyperaceae* (5), *Compositae* (4), *Caryophyllaceae* (3 вида) и т. д.

Наиболее многовидовые из выделенных нами групп—это группа Среднеазиатско-Ирано-Афганская, группа среднеазиатских эндемов, Среднеазиатско-Восточносредиземноморская и Среднеазиатско-Европейско-Казахстанская, тогда как Среднеазиатско-Западносредиземноморская и Среднеазиатско-Монголо-Тибетская группы значительно беднее видами. Это еще раз подтверждает наибольшую общность флоры Средней Азии с сопредельными южными и западными (по отношению к Средней Азии) странами Древнего Средиземья. Основная масса однолетних растений выходит за пределы Средней Азии, но большой процент эндемов позволяет говорить об аутохтонном характере среднеазиатской флоры.

По срокам цветения все однолетние растения разделены нами на 5 категорий: (см. также таблицу).

I. Цветущие в феврале—марте. Их всего 75 видов, или 5.7%. Основное количество видов приходится на семейства *Cruciferae* — 33 вида, *Boraginaceae* — 9 видов, *Compositae* — 4 вида, *Leguminosae* — 4 вида, *Caryophyllaceae* — 4 вида, *Scrophulariaceae* — 4 вида, а в остальных семействах представителей этой группы по 1—2 вида.

II. Цветущие в марте—апреле. Этих видов оказалось больше всего — 430 видов, или 31%. В основном они распределены в первых 18 семействах (см. таблицу), *Cruciferae* — 72 вида, *Compositae* — 54 вида, *Boraginaceae* — 36 видов, *Labiatae* — 8 видов и т. д.

III. Цветущие в апреле—мае. Эти растения тоже довольно многочисленны — 321 вид, или 23%, и распределены они в тех же семействах, что и виды предыдущей категории.

Всего видов, входящих в рассмотренные первые 3 категории (по срокам цветения) насчитывается 826, или 60% от общего числа однолетников. По представлению большинства авторов (Попов, 1925, Советкина, 1929; Коровин, 1934; Культиасов, 1949; Проскоряков, 1950; Полковниченко, 1958, и др.) это и есть «эфемеры» — растения с коротким периодом вегетации. По мнению же других исследователей (Высоцкий, 1909—1910; Леонтьев, 1940; Гроссгейм, 1948; Гранитов и Пятаева, 1960 г., и др.), это не эфемеры, а озимые однолетники с продолжительностью вегетации 7—8 месяцев.

---

[1] Ради экономии места мы указываем только по 5 семейств в группе.

IV. Цветущие в мае—июне. Таких видов 215, или 16%. Основное число видов, цветущих в это время, относится к семействам *Chenopodiaceae* — 49 видов, *Compositae* — 30 видов, *Umbelliferae* — 18 видов и т. д.

V. Растения, цветущие в июле—сентябре. Сюда входит 292 вид, или 21% от общего числа однолетников. В основном это виды из семейств *Chenopodiaceae* — 129 видов, *Compositae* — 18 видов, *Cyperaceae* — 16 видов и т. д.

Растения этих двух последних категорий являются летниками, общее число их достигает 507 видов, или 37% от всех однолетников.

Все однолетние растения подразделены нами, кроме того, по условиям их произрастания на следующие группы:

1. Растения с широким экологическим диапазоном, произрастающие в условиях только атмосферного увлажнения (на богаре) в различных высотных поясах. Сюда включено 1038 видов, или 76% от общего числа однолетников.

2. Растения влажных местообитаний. Сюда входят 172 вида, или свыше 12% от общего числа однолетников. Это водные растения, прибрежные и растения влажных местообитаний из семейств *Najadaceae*, *Callitrichaceae*, *Elatinaceae*, *Lythraceae*, *Cyperaceae*, *Juncaceae*, *Polygonaceae*, *Primulaceae*, *Scrophulariaceae* и в небольших количествах растения других семейств.

3. Растения, встречающиеся в высокогорьях. Их всего 25 видов, или 1.8% от общего числа однолетников. Это виды *Gramineae*, *Polygonaceae*, *Gentianaceae*.

4. Растения солончаков и засоленных мест обитания, к ним относится 118 видов, или 8% от общего числа однолетников. Это виды *Chenopodiaceae*, *Caryophyllaceae*, *Lythraceae*, *Plumbaginaceae* и др.

5. Особую группу составляют растения паразитные, которых насчитывается 39 видов, или 3%. Это виды семейств *Cuscutaceae*, *Orobanchaceae*, *Cynomoriaceae*.

Литература

Алисов Б. Н. (1956). Климаты СССР. — Бабушкин Л. Н. (1960). Агроклиматическое районирование хлопковой зоны Средней Азии. — Бабушкин Л. Н. и Н. А. Когай. (1964). Вопросы географического районирования Средней Азии и Узбекистана. Научн. тр. Ташкентск. гос. унив., 231, нов. сер., 27. — Бондаренко О. Н. (1964). Определитель растений Каракалпакии. — Высоцкий Г. (1909—1910). Ергеня, культурно-фитологический очерк. — Герасимов И. П. (1933). О почвенно-климатических фациях равнин СССР и прилегающих стран. Тр. Почв. инст. им. В. В. Докучаева, 8, 5. — Герасимов И. П. (1937). Основные черты развития современной поверхности Турана. Тр. Инст. геогр. АН СССР, 25. — Гранитов И. И. и А. Д. Пятаева. (1956). Основные черты растительного покрова Кашка-Дарьинской области. Тр. САГУ, 80. — Григорьев Ю. С. (1953). Определитель растений окрестностей Сталинабада. — Гроссгейм А. А. (1939—1952). Флора Кавказа, 1—5. Изд. 2. — Гроссгейм А. А. (1948). Растительный покров Кавказа. Москов. общ. испыт. природы, нов. сер., Отдел ботанический, 4, XII. — Грубов В. И. (1959). Опыт ботанико-географического районирования Центральной Азии. — Закиров К. З. (1955—1961). Флора и растительность бассейна реки Зеравшан. I и II. — Иконников С. С. (1963). Определитель растений Памира.— Коровин Е. П. (1934, 1962). Растительность Средней Азии и южного Казахстана, I, II. — Коровин Е. П. и А. Н. Розанов. (1938). Почвы и растительность Средней Азии как естественная производительная сила. — Крылов П. Н. (1928—1949). Флора Западной Сибири, I и II. — Культиасов М. В. (1949). Эфемеровая растительность как зональный тип пустынной зоны. Тр. Главн. бот. сада, 1. — Лавренко Е. М. (1962). Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки. Комаровские чтения, XV. — Леонтьев В. Л. (1940). Об «озимых» эфемерах в Каракумах. Изв. Всесоюзн. геогр. общ., 72, 6.— Молчанов Л. А. (1925). К вопросу о климатическом районировании хлопкового района. Хлопковое дело, 5 и 6. — Невский С. А. (1937). Материалы к флоре Кугитанга и его предгорий. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 4. — Никитин В. В. (1957). Сорная растительность Туркмении. — Определитель растений окрестностей Ташкента. (1923—1924). 1 и 2. — Павлов Н. В. (1928, 1938). Флора Центрального Казахстана, I-III. — Полковниченко А. Я. (1958). Биологические особенности эфемеров Южной Туркмении. Автореферат. — Попов М. Г. (1925). Экологические типы растительности пустынь Южного Туркестана. Отд. оттиск. Изв. Гл. бот. сада. — Попов М. Г. (1950). О применении ботанико-географического метода к систематике растений. Проблемы ботаники. I. — Попов М. Г. (1964). Основы флорогенетики. — Прозоровский А. В. (1935). О зональных типах пустынь Советской Средней Азии. Изв. Всесоюзн. геогр. общ., 67, 3. — Проскоряков Е. И. (1950). О происхождении однолетних эфемеров. Тр. Узбекск. унив., нов. сер., 48. — Родин Л. Е. и Н. И. Рубцов. (1958). Типы растительности. В кн.: Средняя Азия. — Розанов А. Н. (1951). Сероземы Средней Азии. — Советкина М. М. (1929). Наблюдения над эфемеровой растительностью в Голодной степи. В кн.: Очерки по фитосоциологии и фитогеографии. — Средняя Азия. (1958). М. — Флора Казахстана. (1956—1964). 1—7. — Флора Киргизии. (1950—1962). 1—10. — Флора СССР. (1934—1965). 1—30. — Флора Таджикистана. (1957—1963). 1—2. — Флора Туркмении. (1932—1960). 1—7. — Флора Узбекистана. (1941—1962). 1—6.— Четыркин В. М. (1960). Средняя Азия. Опыт комплексной географической характеристики и районирования. Тр. Ташкентск. гос. унив., нов. сер., 182, Географ. науки, 19. — Шредер Р. Р. (1909). О сухом земледелии. Введение в его изучение. Туркестанск. сельск. хоз., 5. — Blatter E. (1919—1923). Flora Arabica, I (1919), II (1923). — Boissiere E. (1867—1884). Flora Orientalis, I, 1. — Fiori A. (1923—1929). Nuova Flora analitica d'Italia, I—II. — Joahdiez E. et R. Maire. (1931—1934). Catalogue des plantes du Maroc, I—III.— Hayek A. (1927). Prodromus florae peninsulae Balcanicae, I. — Hooker J. D. (1875—1897). Flora of British India, I—III. — Kitamura S. (1960). Flora of Afghanistan. — Køle M. a. K. H. Rechinger. (1954—1963). Symbolae Afghanica, I—V. — Ledebour C. (1840—1853). Flora Rossica. I—IV. — Muschler R. (1912). A manual flora of Egypt, I—II. — Pampanini R. (1931). Prodromo della Flora Cirenaica. — Sampaio G. (1946). Flora Portugese. — Tackholm V. (1956). Student's flora of Egypt. — Willkomm M. et J. Lange. (1861—1880). Prodromus Florae Hispanicae, I—III.

Институт ботаники
Академии наук Узбекской ССР,
Ташкент.

(Получено 6 XII 1965).

УДК 581.9 (471.3) : 582.542.2

В. С. Новиков и Ю. Е. Алексеев

CAREX DIVERSICOLOR CRANTZ — новый вид во флоре СРЕДНЕЙ РОССИИ

V. S. NOVIKOV AND U. E. ALEXEYEV. CAREX DIVERSICOLOR CRANTZ, A NEW SPECIES FOR THE FLORA OF THE MIDDLE RUSSIA

Летом 1964 г. в Бронницком районе Московской обл. в бассейне р. Северки к востоку от деревни Большое Ивановское авторами была обнаружена *Carex diversicolor* Crantz. Дерновинки ее благодаря сизой окраске листвы хорошо выделялись на низинном лугу с преобладанием овсяницы луговой, полевицы обыкновенной и ползучего клевера.

Carex diversicolor, известная в литературе под различными названиями — *C. glauca* Murray, *C. glauca* Scop., *C. aspera* Willd., *C. flacca* Schreb. и др. (Kükenthal, 1909), встречается в Средней Европе, а также в ряде районов Северной Африки. Восточная граница ее ареала проходит в западных областях европейской части Союза (Кречетович, 1935). Она известна из Прибалтики (Галенис и Петерсоне, 1953), Ленинградской области (Мишкин, 1955), Полесья (Пачоский, 1899) и Украины (Матюшенко, 1935; Флорова и Раменский, 1937; Брадис, 1950). Сравнительно недавно считалось, что, помимо указанных областей, разноцветная осока распространена и на Крымском побережье (Кречетович, 1935). Однако просмотр обширного материала по *Carex glauca* s. l., сделанный Л. А. Приваловой (1959), позволил установить, что типичная *C. diversicolor* в Крыму, по-видимому, отсутствует, хотя некоторые уклонения к этому виду и наблюдаются. В Крыму и на Кавказе, а также на Балканах и в Малой Азии распространен близкий вид — *C. cuspidata* Host.

К этим сведениям общего порядка о географическом распространении можно прибавить данные об образцах *C. diversicolor* в гербарии Московского университета: 1) Украина, Винницкая обл., травяное болото при реке Вербижевке у ж. д. 17.7. 1927 г. З. М. Снятинковская. Det. V. Krez. 2) Herb. der Flora des Gebiets der Pernau. I. Trebou.

В Средней России до нашей находки это растение, сколько известно, не собиралось ни разу.[1] Однако упоминания о *C. diversicolor* Crantz для нашей территории все же оказалось возможным найти в старой литературе. В 1792 г. в Москве вышел в свет труд Фридерика Стефана «Enumeratio stirpium agri Mosquensis», в котором еще ничего не говорилось о разноцветной, или сизой осоке. По-видимому, вскоре появились дополнительные сведения о новых растениях Подмосковья, которые Стефан считал необходимым внести в свой список. Такое предположение можно сделать, просмотрев авторский экземпляр упомянутой выше книги, находящийся в библиотеке Д. П. Сырейщикова при биолого-почвенном факультете МГУ. Книга содержит многочисленные заметки автора о новых растениях Московского края. Эти дополнения написаны на больших листах чистой бумаги, вклеенных между страницами. На первом вклеенном листе в верхнем правом углу написано рукой Стефана: «Anot. in florum Mosqu. et add». Именно в этом авторском экземпляре перерабатываемой книги после 44 страницы на листе бумаги имеется ссылка на Вильденова (Willdenow, 1787): «*Carex aspera* Willdenow fl. Berol. n. 102. tab. 1. f. 2 Vignea bifidum. . . trifidum. . . es Hofmau».[2] Эта ссылка соответствует действительности. В приложении к указанной книге Вильденова есть рисунок, показывающий верхнюю часть генеративного побега разноцвет-

---

[1] В последнем издании Определителя П. Ф. Маевского, где осоки обработаны Т. В. Егоровой (1964), а также в рукописном труде «Определитель растений Московской области», любезно предоставленном нам его авторами Ворошиловым В. Н., А. К. Скворцовым и В. Н. Тихомировым, никаких данных о разноцветной осоке нет.

[2] Многоточием показаны места, занятые неразборчиво написанными словами.

ной осоки с мужскими и несколькими женскими колосками на слегка изогнутых ножках. Кроме приведенных выше строк из авторского экземпляра книги Стефана, других каких-либо сведений о *C. diversicolor* здесь нет. Как это характерно и для многих других старых региональных списков, в работе Стефана отсутствует указание на место сбора этой осоки. Можно предположить, что этот вид Стефан просто взял на заметку с тем, чтобы обратить на него внимание при дальнейших исследованиях. Спустя 100 лет Н. Н. Кауфман (1889 : 556) сообщает, что упоминаемая Стефаном *C. aspera* Willd. (*C. glauca* Scop.) «после него никем не найдена и, как кажется, в Москве не встречается. В Ср. Р.[1] нигде не замечена». И вот по прошествии более чем 170 лет удалось установить, что *C. diversicolor* действительно встречается в Средней России.

Наиболее важными систематическими признаками разноцветной осоки, как это видно из описаний Кюкенталя и наших наблюдений, являются следующие: побеги двух типов — диагеотропные вневлагалищные, длиной 10—15 см, и апогеотропные вневлагалищные симподиальные, а также моноподиальные двулетние и, возможно, трехлетние, с открытыми почками; пленки влагалищ нижних листьев имеют разветвленную центральную жилку; чешуевидные листья и старые влагалища при своем распадении могут давать как простые волокна, так и сеточку с одной-двумя ячеями; листья ярко-сизые; язычок в виде узкой пленки, место прикрепления которой образует невысокую дугу; мешочки яйцевидно-эллиптические, стенки их мамиллезные, покрытые шипиками, особенно вдоль ребер; рылец 3.

Систематическое положение *C. diversicolor* до сих пор нельзя считать достаточно определенным. Ашерзон и Гребнер (Ascherson u. Graebner, 1902—1904) помещают ее (*C. glauca* Scop.) среди *C. trinervis* Degl., *C. hispida* Willd., *C. panicea* L. и *C. vaginata* Tausch. в группе разноколосых. Кюкенталь (Kükenthal, 1909), напротив, выделяет ее вместе с *C. hispida* в самостоятельную секцию *Trachychlaenae* Drejer. Необходимость обособления этой осоки принимал и Кречетович (1935), который поместил ее в самостоятельную секцию *Phaeolorum* (Ehrh.) V. Krez. вместе с *C. cuspidata* Host, считавшейся ранее Кюкенталем за разновидность первого вида. Вопрос о взаимоотношении *C. diversicolor*, *C. panicea* и *C. vaginata* поднимал также Хилборн (Heilborn, 1932), который изучил хромосомный аппарат этих видов. Он установил, что разноцветная осока (по материалам с о. Готланд) имеет в гаплоидном наборе 38 хромосом, а просяная и влагалищная осоки — по 16. Структура, размеры и соотношение числа хромосом у этих видов дали возможность этому автору предположить существование у всех трех осок одного общего предка, аутополиплоидом которого, по-видимому, является *C. diversicolor*, ибо «хромосомный набор этого вида состоит из двух полных и равных наборов хромосом по 19 каждый» (Heilborn, 1932 : 140).

Обнаруженное местонахождение разноцветной осоки, по-видимому, является самым восточным форпостом этого вида на Русской равнине. По всей видимости, *C. diversicolor* может быть найдена и на территории БССР, где пока не указывалась (Проскоряков и Пидопличко, 1949).

Литература

Брадис Е. М. (1950). Осока — *Carex* L. Визначник рослин УРСР. — Галенинекс Н. и А. Петерсоне. (1953). Однодольные растения Латвийской ССР. Latvijas PSR Flora, 1. — Егорова Т. В. (1964). *Carex* L. В кн.: Маевский, Флора Средней полосы европейской части СССР. — Кауфман Н. (1889). Московская флора, 2-е изд. — Кречетович В. И. (1935). Род *Carex* L. Флора СССР, — Матюшенко В. (1935). Род *Carex* L. Флора УССР. — Мишкин Б. А. (1955). Осока — *Carex* L. Флора Ленинградской области, 1. — Пачоский И. К. (1899). Флора Полесья, III. Тр. СПб. общ. естествоиспыт., отд. ботаники, XXIX. — Привалова Л. А. (1959). Addenda et corrigenda к вып. 2 за 1929 г.; дополнения к 1-му тому Флоры Крыма, Тр. Никитск. бот. сада, XXXI. — Проскоряков Е. И., А. П. Пидопличко. (1949). Род *Carex* L. Флора БССР, I. — Флорова В. М., Л. Г. Раменский. (1937). Определитель растений в нецветущем состоянии для средней части СССР, 1. — Ascherson P. u. P. Graebner. (1902—1904). Synopsis der mitteleuropäischen Flora. Zweiter band (zweite Abtheilung).— Heilborn O. (1932). Aneuploidy and polyploidy in *Carex*. Svensk botanisk Tidskrift 26, I.—2. — Kükenthal G. (1909). *Cyperaceae — Caricoideae*. A. Engler. Das Pflanzenreich Regni vegetabilis conspectus, 4, 20. — Stephani F. (1792). Enumeratio stirpium agri Mosquensis. — Stephani F. (?) Anot. in florum Mosqu. et add. [Авторские пометки на экземпляре выше названной книги, хранящейся в библиотеке Д. П. Сырейщикова при биолого-почвенном факультете МГУ]. — Willdenow C. L. (1787). Florae berolinensis prodromus.

Московский государственный университет.

(Получено 9 XII 1965).

[1] Ср. Р. — Средней России (примеч. авторов).

УДК 581.9 (471.317)

П. И. Белозеров

НОВЫЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ ДЛЯ ФЛОРЫ КОСТРОМСКОЙ ОБЛАСТИ

P. I. BELOZEROV. THE SPECIES OF PLANTS NEW FOR THE FLORA OF THE KOSTROMA REGION

За последние десятилетия список дикорастущих папоротникообразных и семенных растений Костромской области значительно увеличился и к 1965 г. составил 902 вида против 820 видов в 1920 г. (Жадовский, 1920).

Это увеличение шло за счет заносных, преимущественно сорных и рудеральных растений, главным образом из более южных и западных областей и краев и за счет одичавших культурных растений. Состав флоры пополнился также за счет тех редких дикорастущих видов, которые ранее ботаниками не были замечены, хотя на территории области произрастают очень давно.

В настоящей статье, продолжающей предыдущие наши сообщения (1957, 1960), приведены новые для Костромской области дикорастущие семенные растения, выявленные за последние годы.

Сем. *Ranunculaceae*. *Hepatica nobilis* Gars. (=*H. triloba* Gilib.) впервые была найдена в 1962 г. Г. А. Зимичевой близ дер. Толтуново Галичского района и в 1963 г. найдена нами в изреженном лесу на территории совхоза Караваево Костромского района.

Сем. *Rosaceae*. *Fragaria virginiana* Duch. была занесена как культурное ягодное растение, но местами одичала. В одичавшем состоянии растет в течение многих лет на опушке леса и в изреженном лесу близ пос. Раслово Судиславского района.

Alchimilla leiophylla Juz. в последние годы была найдена нами на суходольных лугах близ дер. Калинки Судиславского района. В 9-м издании флоры Средней России П. Ф. Маевского (1964 г.) она уже указывается для Костромской области.

Сем. *Leguminosae*. *Trifolium ciswolgense* Spryg. ex Iljin. (=*Tr. lupinaster* L.). В Костромской области растение впервые было отмечено лишь в 1964 г. в Шарьинском районе близ поселков Болдан и Старицы. Местными жителями используется как лекарственное растение.

Сем. *Balsaminaceae*. *Impatiens parviflora* DC. в давнее время было занесено как культурное декоративное растение, одичало, распространилось и встречается как рудеральное. За последние годы отмечено во многих местах г. Костромы, в пос. им. Трифоныча Костромского района по склону к Волге и в других пунктах.

Сем. *Euphorbiaceae*. *Euphorbia palustris* L. в Костромской области встречается очень редко, найдено впервые мною летом 1963 г. на болоте в пойме р. Сендеги близ совхоза Караваево Костромского района.

Сем. *Onagraceae*. *Epilobium parviflorum* (Schreb.) DC. в бывш. Костромской губернии был отмечен И. Ф. Мейснером (1899) близ Плеса; в настоящее время эта местность отошла к Ивановской области. В пределах собственно Костромской области собирался нами в 1962—1963 гг. на заболоченном месте в черте г. Костромы и на болоте в пойме р. Сендеги близ совхоза Караваево.

Сем. *Umbelliferae*. *Daucus carota* L. в Костромской области было впервые найдено нами в 1961 г. на суходольных лугах по Галичскому тракту недалеко от Костромы.

Сем. *Cruciferae*. По данным Флоры СССР (1939 г., т. 8), *Cardaria draba* (L.) Desv. (*Lepidium draba* L.). распространена в более южных районах страны, в более северных областях встречается как заносное. В Костромской области это растение найдено нами в 1960—1963 гг. близ г. Нерехты, на склонах к реке Нерехте, и в окрестностях Костромы, вдоль железнодорожной ветки Кострома -мельничный завод.

Lepidium apetalum Willd. (=*L. densiflorum* Schrad.) отмечен нами за последние годы близ Костромы, вдоль железнодорожной ветки Кострома—мельничный завод, и в Костромском районе, близ ст. Дровинки.

Lepidium perfoliatum L. указан во Флоре СССР, т. VIII для южных районов страны. Нами был найден на железнодорожной насыпи в окрестностях Костромы.

Lepidium latifolium L. как заносное мы находили в последние годы в окрестностях Костромы, вдоль железнодорожной линии Кострома—Галич и железнодорожной ветки Кострома—мельничный завод.

Lepidium campestre (L.) R. Br.(=*Thlaspi campestre* L.) мы находили неоднократно в тех же местообитаниях, что и предыдущий вид.

Sisymbrium wolgense M. B. собирался в 1961—1962 гг. близ Костромы, по насыпи железнодорожной ветки Кострома — мельничный завод и железнодорожной линии Кострома—Галич.

Sisymbrium altissimum L. найден лишь в 1961—1962 гг. автором статьи в окрестностях Костромы.

Camelina glabrata (DC). Fritsch ex N. Zing. и *C. microcarpa* Andrz. указаны лишь в последние годы, они найдены на окраинах Костромы.

Alyssum desertorum Stapf найден в Костромской области в 1961 г. на железнодорожной насыпи близ ст. Мантурово Мантуровского района.

Сем. *Caryophyllaceae*. *Cerastium arvense* L. найден Е. М. Ильиной и мною на суходольных лугах и по окраинам полей в дер. Калинки Судиславского района.

Сем. *Chenopodiaceae*. *Atriplex nitens* Schk. найден нами в 1961 г. на окраине Костромы по Галичскому тракту.

Atriplex tatarica L. найден лишь в последние годы на окраинах Костромы.

Suaeda prostrata Pall. найдена близ Костромы на песчаных склонах к р. Волге в 1957 г. и в последующие годы.

Salsola collina Pall. найдена в 1957 г. на железнодорожной насыпи близ ст. Мантурово.

Сем. *Amaranthaceae*. *Amaranthus albus* L. в районе г. Костромы отмечался нами в 1957 г. близ мельничного завода и в 1961—1962 гг. — около железнодорожной станции и на некоторых улицах Костромы.

Сем. *Boraginaceae*. *Echium vulgare* L. впервые найден лишь в 1957 г. и позже близ Костромы на насыпи железнодорожной линии Кострома—Галич и железнодорожной ветки Кострома—мельничный завод.

Anchusa officinalis L. на территории области была собрана И. А. Бобровым в бывш. совхозе «Перебор» близ Чернопенья Костромского района еще в 1924 г. . Это указание является первым для Костромской области.

Сем. *Cucurbitaceae*. *Bryonia alba* L. найдена нами в 1962 г. в г. Костроме, встречается очень редко в палисадниках около домов.

Сем. *Compositae*. *Helichrysum arenarium* (L.) Moench (=*Gnaphalium arenarium* L.) впервые отмечен В. М. Седяковым в 1954 г. на территории Костромской низменности до ее затопления близ дер. Бельково Костромского района.

Pyrethrum parthenium (L.) Smith (=*Chrysanthemum parthenium* Pers.) более 20 лет разводится как культурное декоративное растение в ряде городов и других населенных пунктов Костромской области, местами дичает.

Artemisia scoparia Waldst. et Kit. впервые найдена автором статьи в 1955 г. в Костроме и ее окрестностях на песчаных склонах к р. Волге.

Carduus acanthoides L. отмечен нами в 1961 г. в окрестностях Костромы на берегу Волги против дер. Пантусово и по насыпи железнодорожной ветки Кострома—мельничный завод.

Centaurea pseudomaculosa Dobrocz. как заносное растение неоднократно собирался нами начиная с 1961 г. и в последующее время — на окраинах Костромы за железнодорожной станцией и по насыпи железнодорожной ветки Кострома—мельничный завод.

Centaurea diffusa Lam. нами был найден в 1961 г. и в последующие годы в тех же местообитаниях, что и предыдущий вид.

Acroptilon repens (L.) DC. (=*A. picris* C. A. Mey.) в районе г. Костромы отмечен нами в 1961—1963 гг. за складами железнодорожной станции и по железнодорожной ветке Кострома—мельничный завод.

Lactuca tatarica (L.) C. A. Mey. (=*Mulgedium tataricum* DC.) отмечен впервые автором статьи в 1961 г. на окраинах г. Костромы в районе железнодорожной станции.

Сем. *Cyperaceae*. *Carex aquatilis* Wahlb. найден лишь за последние годы нами и А. В. Кузнецовой в Судиславском районе по р. Мезе близ Антипина и Л. Е. Злобиной в Шарьинском районе по р. Ветлуге.

Carex omskiana Meinsh. найден А. В. Кузнецовой на заболоченных лугах по р. Покше близ дер. Буртасово Судиславского района.

Сем. *Gramineae*. *Agropyron pectiniforme* Roem. et Schult., редко встречающееся заносное растение, собиралось нами в 1961 и 1963 гг. на окраине Костромы поблизости от железнодорожной станции и по железнодорожной ветке Кострома—мельничный завод.

Определение ряда видов, в отношении которых были сомнения, таких, например, как *Atriplex nitens* Schl., *A. tatarica* L., *Suaeda prostrata* Pall., *Centaurea diffusa* Lam. и других было подтверждено специалистами гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова Академии наук СССР Н. Н. Цвелевым, И. Т. Васильченко, А. И. Поярковой и И. В. Васильевым, за что благодарю.

Литература

Б е л о з е р о в П. И. (1957). О распространении сорняков из семейства амарантовых на север европейской части СССР. Бот. журн., 3. — Б е л о з е р о в П. И. (1960). О распространении некоторых видов сорных растений на северо-востоке европейской части СССР. Бот. журн., 8. — Б о б р о в И. (1924). Материалы по изучению сорно-полевой растительности Костромской губернии. Тр. Костромск. научн. общ. по изуч. местн. края, 33. — Б о г а ч е в В. К. (ред.) (1961). — Определитель растений Ярославской области. — Ж а д о в с к и й А. Е. (1920). Растительность Костромской губернии. Тр. по установл. губерн., уездн. и волостн. границ по экономич. призн., — М е й с н е р И. Ф. (1899). Материалы для флоры Костромской губернии. Матер. к познан. фауны и флоры Российской имп., отд. Ботаническое, 3. — Н е в с к и й М. Л. (1952). Флора Калининской области. Определитель покрытосемянных (цветковых) растений дикой флоры, 2. — П е р ф и л ь е в И. А. (1934—1936). Флора Северного края, 1—3. — Р ы ч и н Ю. В. (1952). Сорные растения. Определитель для средней полосы европейской части СССР. — Т о л м а ч е в А. И. (ред.) (1962). Определитель высших растений Коми АССР. — Х а н т и м е р И. С. (1964). О поедаемости растений скотом на выпасах крайнего севера Коми АССР. Бот. журн., 5.

Костромской
педагогический институт.

(Получено 19 IV 1965).

УДК 582.732 (479.24)

И. С. Сафаров

НОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ ПЛАТАНА *PLATANUS DIGITIFOLIA* PALIB. В АЗЕРБАЙДЖАНЕ

I. S. S A F A R O V. A NEW LOCALITY OF OCCURRENCE OF THE PLANETREE PLATANUS DIGITIFOLIA PALIB. IN AZERBAIJAN

Как известно, до 1945 года интересующий нас вид платана назывался *Platanus digitata* Gordon. И. В. Палибин (1945) совершенно правильно описал этот платан как особый вид, *Platanus digitifolia* Palib., хотя до сих пор некоторые ботаники отождествляют его с *P. orientalis* L. Между тем *P. digitifolia* Palib. отличается от *P. orientalis* L. более крупными головками соцветия, глубоколопастными листьями с редкими притупленными зубцами, в то время как у восточного платана зубцы частые и острые, лопасти не столь глубокие. Все сохранившиеся в диком виде на Кавказе платаны относятся к виду *P. digitifolia* Palib. В Закавказье *P. orientalis* L. встречается в городских посадках (Тбилиси, Кировабада и др.).

А. А. Гроссгейм (1940) считал, что платан на Кавказе существовал еще до появления первой волны арктотретичной флоры, впоследствии же совершенно выбыл из состава дикой флоры Кавказа. А между тем на Кавказе по настоящее время сохранился целый ряд естественных платановых насаждений. Отметим, что до настоящего времени на Кавказе было известно Карабахо-Зангезурское местонахождение платана (Малый Кавказ). Здесь платан образует галерейный лес по рекам Цав (Армянская ССР), Басут-Чай и Шихауз-Чай (Азербайджанская ССР), на протяжении около 20 км. В приречных лесах по р. Цав и р. Басут-Чай и их притокам платан является эдификатором. К нему примешиваются также орех грецкий *Juglans regia* L., тополь *Populus hybrida* M. B., каркас *Celtis caucasica* Willd., ива *Salix australior* Anderss. Местами на хорошо сохранившихся участках встречаются внеярусные растения — обвойник *Periploca graeca* L., дикий виноград *Vitis orientalis* Gmel. и др., а также алыча *Prunus divaricata* Ledeb., паслен *Solanum persicum* Willd., бузина *Sambucus nigra* L. и др. Кроме того, по р. Охчу-Чай на протяжении около 25 км платан встречается единично. По указанным рекам платаны достигают гигантских размеров: до 45—50 м высоты, при диаметре до 1.5—2 м.

Можно с уверенностью сказать, что галерейные платановые леса, расположенные по тальвегам Цав, Басут-Чая и других рек юго-восточного Карабаха, являются естественными остатками широко распространенных в третичное время платановых лесов на Кавказе. Между тем А. А. Гроссгейм (1940) придерживался иного мнения: «... можно утверждать, что на Кавказе дико (*Platanus*) не растет и все его местонахождения здесь являются или результататом посадки или результатом одичания (более редкий случай) . . .Изучение условий произрастания здесь платана и вся фитоценотическая обстановка не дает оснований утверждать, что платан здесь дикий, а не одичавший».

Относительно платана на Малом Кавказе (Карабах и Зангезур) в цитированной работе Гроссгейм пишет: «Платан в долинах этих рек (Басут-Чай, Цав и др., — *И. С.*) можно рассматривать как следы древней культуры (наравне с *Juglans*, спонтанность которого на Кавказе никто не станет защищать)». Эти указания Гроссгейма нашли отражение и в других работах по Кавказу, например во «Флоре Азербайджана» (т. IV, 1953) отмечено, что платан в Азербайджане «местами встречается в одичавшем состоянии». Естественное происхождение платана в южном Карабахе и Зангезуре оспаривалось также М. Э. Кирпичниковым и Г. Ф. Ахундовым (1949) и другими. Исследование Л. Б. Махатадзе (1952) Цавской платановой рощи и наше (1953, 1962) изучение Басут-чайской рощи платана говорят в пользу естественного происхождения приречных лесов платана на Малом Кавказе.

Л. И. Прилипко (1954) считает, что вопрос о происхождении платана по р. Басут-Чай утратил свое значение, так как платаны достигли возраста 200—300 лет и без содействия человека возобновляются вегетативным путем и самосевом.

Еще одним ярким доказательством естественного происхождения приречных платановых лесов на Малом Кавказе является сохранившийся платановый лес на Большом Кавказе.

Новое местонахождение платана находится на берегах Химбугов-Чай у подножья южных склонов Большого Кавказа, примыкающего к Алазано-Авторанской долине, которая характеризуется теплым влажно-субтропическим климатом. Эта долина защищена с севера Главным Кавказским хребтом, а с юга Шекинским плоскогорьем. Среднегодовое количество осадков достигает здесь 900 мм при среднегодовой температуре 12.5°. Здесь сохранился целый ряд видов, свойственных Колхидско-Гирканскому центру третичной реликтовой флоры. Главнейшими реликтами, уцелевшими в указанной долине и в нижней горной зоне (главным образом по ущельям рек) являются: хурма кавказская *Diospyros lotus* L., лапина *Pterocarya pterocarpa* (Michx.) Kunth, орех грецкий *Juglans regia* L., клен *Acer velutinum* Buiss., ольха *Alnus barbata* C. A. Mey., сохранились также рощи тисса *Taxus baccata* L., заросли данаи *Danaja racemosa* L., рощи дзельквы *Zelkova carpinifolia* (Pall.) Dipp. в Кахетии и дуба каштанолистного *Quercus castaneifolia* C. A. Mey. в восточной части этой долины (Исмаиллинский район).

Все эти виды характерны для ныне разобщенных Колхидско-Гирканских реликтовых центров и являются живым свидетельством непосредственной общности их единой флоры в третичное время.

Леса с заметным участием платана распространены на протяжении нескольких километров по обоим берегам р. Химбугов-Чай на высоте 400 м над ур. м. Спутниками платана и здесь являются те же лапина, орех грецкий, ольха бородатая, хурма кавказская и др., несколько реже встречаются: ива *Salix australior* Anderss. и шелковица *Morus alba* L.

Приречные леса по р. Химбугов-Чай с участием платана относятся к свежим лапинникам. За пределы этой ассоциации платан не выходит.

Возраст платана колеблется от 250 до 300 лет, при высоте от 15 до 30 и более метров и диаметре 80—150 и более см. Плодоношение платана обильное, но ввиду систематической пастьбы скота естественное возобновление слабое. Только на отдельных участках встречаются семенные и порослевые подросты в возрасте 3—5 лет, высотой 1.5—6 м. На отдельных участках в приречные леса заходит грабинник *Carpinus caucasica* A. Grossh. В кустарниковом ярусе встречаются: лещина *Corylus avellana* L., кизил *Cornus mas* L., гранат *Punica granatum* L., мушмула *Mespilus germanica* L. Наиболее сохранившиеся насаждения характеризуются преобладанием лапины с примесью платана, хурмы кавказской, ореха грецкого. На отдельных участках платан, лапина и орех грецкий принимают равномерное участие в сложении фитоценоза. Много лиан, главным образом *Rubus raddeanus* Focke, *Smilax excelsa* L., *Periploca graeca* L., обычны папоротники — *Driopteris filix mas* (L.) Schott, *Athyrium filix femina* (L.) Roth.

Выше по реке в составе приречных лесов из ольхи и лапины встречаются и другие третичные реликты, — клен *Acer velutinum* Boiss., каштан *Castanea sativa* Mill. и другие.

Фитоценотические особенности этих приречных лесов, распространенных по Химбугов-Чаю с участием платана, дают основание утверждать, что мы имеем дело с естественными остатками ранее широко распространенных лесов с платаном. Платан, так же как и другие древнетретичные реликты, имеет разорванный ареал в настоящее время, что говорит в пользу естественного происхождения платановых лесов, сохранившихся в отдельных рефугиумах Большого и Малого Кавказа. За пределами Закавказья платан сохранился в соседних с Кавказом странах.

П. М. Жуковский (1933) считает платан характерной породой для Понтийской области Турции, где значительные леса платана распространены по долинам гор, берегам рек и другим влажным местам. Спутниками платана здесь являются те же древесные породы — грецкий орех, вяз, тополь и другие.

И. Т. Васильченко пишет, что в Средней Азии (Гиссарский хребет), где платан встречается в некоторых ущельях в сопровождении грецкого ореха, инжира, винограда, хурмы возможно допустить его исконно дикое произрастание (см. III том сводки «Деревья и кустарники СССР», 1954 г.). И, наконец, иранский ученый Г. Амджади (Amdjadi. 1958) пишет о наличии платана в лесах провинции Хорасан. Здесь платан распространен в дубовых лесах сложенных *Q. persica* Lam. et Spach, *Q. lusitanica* Lam. с примесью фисташки *Pistacia mutica* Fisch. et Mey. и др.

Интересно отметить, что почти во всех районах произрастания платана основным его спутником является орех грецкий, который А. А. Гроссгейм (1940) также считает одичавшим видом на Кавказе: «Род *Juglans* вовсе не представлен в настоящее время в дикой флоре Кавказа. . . Повсюду это или следы культуры или одичания. . .».

Между тем грецкий орех является широко распространенной породой в лесах Азербайджана (Большой Кавказ, Малый Кавказ и Талыш). Достаточно сказать, что площадь лесов с преобладанием и примесью (более 10%) грецкого ореха составляет 2322 га, с единичной примесью — 22 342 га, а всего — 24 664 га. При этом грецкий орех, так же как и платан, сохранился главным образом в речных долинах, будучи породой, наиболее требовательной к определенным условиям среды. Таким образом, естественное происхождение грецкого ореха на Кавказе, так же как и платана, не вызывает сомнений. Наконец отметим, что Эйзенрейх (1959) также считает грецкий орех характерной породой именно пойменных лесов.

Приречные леса по р. Химбугов-Чай с участием платана представляют большую природную ценность, являются единственными местообитаниями, уникальной рощей дикого платана на Большом Кавказе. Как живой памятник природы, они должны строго охраняться, район их распространения необходимо объявить заказником.

Литература

Гроссгейм А. А. (1940). Реликты Восточного Закавказья. — Жуковский П. М. (1933). Земледельческая Турция. — Кирпичников М. Э. и Г. Ф. Ахундов. (1949). Платановая роща в южном Карабахе. ИАН АзербССР, 11. — Махатадзе Л. Б. (1952). Платановая роща по реке Цав в Армянской ССР. ИАН АрмССР, V, 10. — Палибин И. В. (1945). Заметка о классификации Кавказского платана. Бот. журн., 30, 2. — Прилипко Л. И. (1954). Лесная растительность Азербайджанской ССР. — Сафаров И. С. (1953). Естественное насаждение платана в Азербайджане. ДАН АзербССР, IX, 1. — Сафаров И. С. (1962). Важнейшие древесные третичные реликты Азербайджана. — Эйзенрейх X. (1959). Быстрорастущие древесные породы. — Amdjadi H. (1958). Climat général et types des forêts de l'Iran. Bull. Soc. Roy. Forêt. de Belgique, 65, 2.

Институт ботаники
Академии наук Азербайджанской ССР,
Баку.

(Получено 7 XII 1964).

УДК 581.9+581.524.44 (119) (574.243)

Л. М. Ятайкин и Л. Л. Аухадеева

ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ АНТРОПОГЕНА НА ТЕРРИТОРИИ КУСТАНАЙСКОЙ ОБЛАСТИ (ЗАПАДНЫЙ КАЗАХСТАН)

L. M. YATAYKIN AND L. L. AUKHADEYEVA. THE FLORA AND THE VEGETATION OF THE ANTHROPOGENE IN THE KUSTANAY REGION (WEST KAZAKHSTAN)

Сведения о флорах антропогена на территории Казахстана крайне скудны и отрывочны, причем значительная часть из них относится к горным областям (Корнилова, 1963а, и др.). В отношении равнинной части Казахстана можно отметить работы О. В. Матвеевой (1953), Жежель и Кошелева (1959), К. В. Никифоровой (1960), Э. В. Чалыхьян (1963).

О. В. Матвеева (1953) изучала спорово-пыльцевые спектры антропогена в Павлодарском Прииртышье. В раннем плейстоцене в этом районе преобладали березовые и ольховые леса с примесью широколиственных пород (граб, дуб, липа, орешник). В дальнейшем леса сменились степями с преобладанием маревых, полыней и злаков, которые встречаются здесь и в настоящее время. Кроме того, в среднем плейстоцене, по мнению Матвеевой, существовали ленточные леса из ели, а в голоцене — березовые леса. В Бет-Пак-Дала, по данным, опубликованным К. В. Никифоровой (1960), в плиоцене, среднем и позднем плейстоцене существовали степи и полупустыни. Из более северных районов (р. Шидерты) спорово-пыльцевые флоры верхнего плейстоцена, изученные Э. В. Чалыхьян (1963), свидетельствуют о степном типе растительности с наличием редких островных сосновых и березовых лесов.

Непосредственно на территории Кустанайской области известны спорово-пыльцевые флоры нижнего и среднего плейстоцена, изученные Жежель и Кошелевым (Корнилова, 1963б) с междуречья рр. Убагана и Тургая. Они отражают лесостепь с сосновыми и березовыми лесами и с преобладанием открытых пространств. Кроме того, в «Схеме стратиграфии четвертичных (антропогеновых) отложений Казахстана» (1962) для Тургайско-Тобольского района приводятся сведения о наличии в нижнем плейстоцене пыльцы сосны, березы, дуба, злаков, маревых, бобовых, а в верхнем плейстоцене — пыльцы сосны, лиственницы, березы, дуба, полыни, маревых, бобовых, злаков.

Находки отпечатков листьев в антропогеновых отложениях равнинной части Казахстана весьма редки. Известны отпечатки листьев дуба (*Quercus robur*), найденные вместе с шишками ели и лиственницы А. Н. Криштофовичем на р. Улу-Жиланчик (Центральный Казахстан), а также отпечатки листьев березы у Челкара (Яншин, 1953). Обе эти находки датируются верхним антропогеном.

Нами изучены спорово-пыльцевые флоры четвертичных и частично плиоценовых отложений из 59 скважин и естественных обнажений, расположенных на территории Кустанайской области. Всего было проанализировано 485 образцов. Результаты приводятся в табл. 1. Всего в спорово-пыльцевых флорах встречено 16 форм древесных пород, 30 форм травянистых и 5 форм споровых растений.

Как видно из табл. 1, в четвертичной флоре на территории современной Кустанайской области преобладающую роль играли травянистые растения, прежде всего маревые, полыни и злаки. Древесные породы в течение всего антропогена оставались на втором плане, причем их роль с течением времени постепенно уменьшалась. Большее участие в составе флоры имели сосна обыкновенная и береза. Таежные породы (пихта, ель, сибирский кедр, лиственница) и в особенности широколиственные (дуб, вяз, клен, липа) были представлены слабо. Наличие пыльцы ивы, ольхи, осоки, ежеголовки, рдеста, сусака, водокраса свидетельствует о том, что водоемы сохранялись в течение всего антропогена, но число их и размеры постепенно сокращались.

Споровые играли небольшую роль, это были главным образом зеленые мхи и папоротники. Однако в 17 образцах обнаружены спектры с резким преобладанием спор зеленых мхов (табл. 2).

Подобные спектры являются дезэкватными, и появление их обусловлено случайными причинами. Тем не менее они указывают на то, что зеленые мхи играли определенную роль во флоре.

Переотложенная пыльца, встречаясь в общем в небольшом количестве, представлена, однако, обширным списком, включающим 51 форму мезозойского и третичного возрастов: *Lycopodium*, *Selaginella*, *Filices*, *Marattiaceae*, *Osmundaceae*, *Schizaeaceae*, *Aneimia*, *Lygodium*, *Gleicheniaceae*, *Dicksoniaceae*, *Cibotium*, *Coniopteris*, *Pteris*, *Cyatheaceae*, *Matoniaceae*, *Bennettitales*, *Ginkgo*, *Palaeoconiferus*, *Podozamites*, *Podocarpus*, *Picea*, *Pinus*, *Tsuga*, *Cedrus*, *Taxodiaceae*, *Taxodium*, *Glyptostrobus*, *Cupressaceae*, *Palmae*, *Myrica*, *Juglans*, *Carya*, *Pterocarya*, *Carpinus*, *Fagus*, *Magnoliaceae*, *Magnolia*, *Liquidambar*, *Rhus*, *Ilex*, *Euonymus*, *Rhamnaceae*, *Elaeagnaceae*, *Myrtaceae*, *Nyssa*, *Extratriporopollenites*, *Pollenites*, *Trudopollis*, *Brochotriletes*, *Leiotriletes*, *Camptotriletes*.

Переходим к рассмотрению спорово-пыльцевых комплексов и растительности отдельных отрезков четвертичного времени.

Верхний плиоцен — нижний плейстоцен. В спорово-пыльцевых спектрах этого времени наблюдается наибольшее для антропогена содержание пыльцы древесных пород, в том числе и таежных, а также спор, и наименьшее —

ТАБЛИЦА 1

Состав спорово-пыльцевых спектров четвертичных отложений Кустанайской области (по горизонтам, в %)

Растения	Среднее содержание пыльцы					Встречаемость				
	Общее	$N_2^3Q_1$	Q_2	Q_3	Q_4	Общая	$N_2^3Q_1$	Q_2	Q_3	Q_4
Древесные породы	20	34	16.4	8	5	99	100	100	100	96
Abies	3.8	9	1.4	1	—	22	58	23	24	—
Picea	3	3.5	1.9	1.6	1.6	51	83	55	50	24
Pinus sibirica	2.7	4.3	3	1	Ед.	53	75	77	47	24
P. silvestris	10	15	9.5	2.2	3.8	84	75	82	89	80
Larix	Ед.	Ед.	—	—	Ед.	1.3	8	—	—	4
Juniperus	»	—	Ед.	—	—	2	—	7	—	—
Salix	»	Ед.	»	Ед.	—	5	8	7	6	—
Betula	4.7	8.6	3	2.8	2.8	75	83	70	87	44
Alnus	1.5	2.3	2.3	1.4	1.1	42	58	52	39	20
Corylus	Ед.	Ед.	Ед.	Ед.	—	4	16	5	1.4	—
Quercus	»	1.2	1.3	1	Ед.	29	42	25	37	12
Ulmus	»	Ед.	Ед.	Ед.	»	3	8	5	1.4	4
Acer	»	»	»	»	»	5	8	7	4	4
Tilia	»	»	»	»	—	12	33	14	11	—
Fraxinus	»	—	»	—	—	0.7	—	2	—	—
Viburnum	»	—	»	—	—	0.7	—	2	—	—
Травы и кустарнички	75	62	75	88	90	100	100	100	100	100
Ephedra	1	—	2.2	Ед.	Ед.	19	—	7	30	16
Sparganium	Ед.	—	Ед.	—	—	0.7	—	2	—	—
Potamogeton	»	Ед.	—	Ед.	—	1.3	8	—	1.4	—
Butomaceae	»	—	—	—	Ед.	0.7	—	—	—	4
Hydrocharis	»	Ед.	—	—	—	0.7	8	—	—	—
Gramineae	15	14	16.6	17	12.4	97	100	98	96	96
Carex	Ед.	Ед.	Ед.	—	Ед.	3	16	2	—	8
Iridaceae	»	—	»	—	—	0.7	—	2	—	—
Polygonaceae	2	—	3.3	1.4	3	16	—	11	17	24
Chenopodiaceae	32.3	31.5	33.4	42	46.2	97	100	95	100	92
Caryophyllaceae	2	Ед.	1.7	1	1.2	33	16	32	36	36
Ranunculaceae	3.2	»	4	10.3	Ед.	26	8	14	36	28
Thalictrum	Ед.	—	—	Ед.	—	2.5	—	—	6	—
Cruciferae	»	Ед.	1.6	1	Ед.	16	16	18	17	4
Rosaceae	»	—	Ед.	4.7	—	8	—	5	16	—
Leguminosae	13	25	8.7	9.5	8.7	33	8	20	36	60
Geraniaceae	Ед.	—	—	Ед.	—	3	—	—	7	—
Malvaceae	»	—	Ед.	—	—	0.7	—	2	—	—
Violaceae	»	—	—	Ед.	—	0.7	—	—	1.4	—
Onagraceae	»	Ед.	—	»	—	1.3	8	—	1.4	—
Umbelliferae	»	»	Ед.	1.3	Ед.	11	16	11	10	12
Ericaceae	»	»	»	Ед.	»	11	16	11	11	8
Plumbaginaceae	»	—	—	»	»	1.3	—	—	1.4	4
Convolvulaceae	»	—	Ед.	»	—	1.3	—	2	1.4	—
Boraginaceae	»	—	—	—	Ед.	0.7	—	—	—	4
Labiatae	3	Ед.	2.7	2.3	8.5	16	8	14	17	20
Rubiaceae	Ед.	—	—	Ед.	—	0.7	—	—	1.4	—
Dipsacaceae	»	—	Ед.	2.1	—	5	—	2	9	—
Compositae	7.7	3.3	8.2	5	3.8	90	100	84	96	84
Artemisia	9.8	8.5	9	8.2	13.5	90	83	93	93	84
Споровые	5.5	10	6	5	4	83	75	84	87	72
Bryales	3.3	6	4.2	4.7	1	57	60	52	61	33
Sphagnales	Ед.	Ед.	1.4	1.7	—	14	16	18	14	—
Lycopodium	»	—	—	Ед.	—	5	—	—	10	—
Selaginella	»	—	—	»	—	0.7	—	—	1.4	—
Polypodiaceae	4.7	8	4.5	2.2	3	54	42	64	53	44

пыльцы травянистых растений. Из последних преобладают маревые и злаки. Присутствует пыльца водно-болотных растений (рдест, осоки, водокрас), что свидетельствует о наличии водоемов на исследуемой территории.

Можно выделить два типа спектров. Спектры верхнего плиоцена и низов нижнего плейстоцена неотделимы друг от друга. Они характеризуются сравнительно большим содержанием пыльцы древесных пород (21—51%), среди которой преобладает пыльца сосны обыкновенной и березы. В небольшом количестве встречаются таежные и широколиственные породы. Из трав преобладают маревые, злаковые и полыни; довольно велика роль разнотравья, особенно бобовых и сложноцветных. Спор немного (до 3%).

Спектры верхней части нижнего плейстоцена сохраняют приблизительно такой же характер, в то же время они отличаются: 1) увеличением содержания древесной пыльцы (максимум — 76%), в том числе пыльцы таежных и широколиственных пород; 2) понижением содержания пыльцы трав, в особенности полыней и маревых; 3) появлением пыльцы вересковых; 4) увеличением роли спор, среди которых видную роль играют споры папоротников.

Растительность в верхнем плиоцене—нижнем плейстоцене носит лесостепной характер, это были сосновые и березовые леса с некоторой примесью широколиственных

ТАБЛИЦА 2

Состав дезэкватных спорово-пыльцевых спектров с преобладанием спор зеленых мхов (в %)

Растения	Среднее содержание пыльцы и спор	Встречаемость	Растения	Среднее содержание пыльцы и спор	Встречаемость
Древесные породы	10.6	88	*Caryophyllaceae*	Ед.	30
Abies	2.4	30	*Ranunculaceae*	2	47
Picea	1.8	47	*Thalictrum*	3.3	41
Pinus sibirica	2.7	59	*Cruciferae*	Ед.	18
P. silvestris	3	82	*Violaceae*	»	6
Juniperus	5.2	35	*Geraniaceae*	»	18
Alnus	1	35	*Ericaceae*	»	12
Betula	2.4	53	*Compositae*	4.3	76
Corylus	2.5	6	*Artemisia*	3.5	53
Quercus	1.2	35	Споровые	(от 34 до 100) 66	100
Травы и кустарнички	28.7	82			
Potamogeton	Ед.	6	*Sphagnales*	Ед.	6
Gramineae	10.7	82	*Bryales*	59 (от 25 до 100)	100
Iridaceae	Ед.	6			
Chenopodiaceae	11.2	65	*Lycopodium*	Ед.	12
			Polypodiaceae	8 (от 1 до 18)	76

пород (дуб, липа, вяз, клен, орешник), чередующиеся с открытыми степными пространствами. На берегах водоемов и местах с повышенным увлажнением существовали заросли ольхи и ивы. Климат был сравнительно теплый и влажный.

Во второй половине нижнего плейстоцена наступает раннечетвертичное оледенение в Западной Сибири, которое вызвало некоторое похолодание климата. В связи с этим на исследуемой территории или поблизости от нее появляются таежные породы (ель, пихта, сибирский кедр) и вообще роль лесов увеличивается

Средний плейстоцен. По сравнению с нижним плейстоценом характеризуется уменьшением роли древесных пород и споровых и увеличением роли трав, среди которых также преобладают маревые и злаки. Впервые появляется эфедра. Вместе с тем наличие ивы, ольхи, ежеголовки, осок свидетельствует, что водоемы и места с повышенным увлажнением еще существовали.

В среднем плейстоцене отчетливо выделяются два типа спорово-пыльцевых спектров: 1) спектры с незначительным количеством пыльцы древесных пород (5—7%) и господством пыльцы трав (90—93%), среди которых резко преобладают маревые; впервые появляется эфедра. Эти спектры отражают растительность степного и полупустынного типа в условиях сравнительно теплого, сухого климата; они могут быть синхронизированы с оптимумом 1-й межледниковой (вороновской) эпохи; 2) спектры с высоким содержанием древесной пыльцы (до 63%), среди которой преобладает пыльца сосны обыкновенной и березы, и есть таежные породы, но нет широколиственных. Спектры этого типа отражают сосново-березовую лесостепь с некоторым участием таежных пород, существовавшую в условиях прохладного климата, и соответствуют эпохе максимального (самаровского) оледенения в Западной Сибири.

Между этими крайними типами спектров существуют переходные, характеризующиеся довольно значительным содержанием пыльцы древесных пород (11—35%) — сосны, березы, реже ели и других таежных пород и еще реже — широколиственных. Из трав, как обычно, преобладают злаки, маревые, полыни, разнотравье. Эти спектры отражают переход от лесостепной растительности к степной и далее к полупустынной

и наоборот. Часть их соответствует концу самаровской ледниковой эпохи, другие, вероятно, началу и концу вороновского межледниковья или, может быть, самаровскому межстадиалу. Более детальная интерпретация их в настоящее время невозможна.

В е р х н и й п л е й с т о ц е н. Продолжается уменьшение участия в растительном покрове древесных пород и споровых и увеличение роли трав, среди которых главенствуют маревые. В верхнем плейстоцене можно выделить три типа спектров, связанных постепенными переходами.

1) Спектры с содержанием древесной пыльцы порядка 10% (сосна, береза; довольно часто, хотя и единично, широколиственные породы, иногда таежные). Из трав довольно значительна роль злаков и разнотравья (лютиковые, бобовые, розоцветные). Спектры этого типа отражают степную растительность в условиях начавшегося осушения и некоторого потепления климата после самаровской ледниковой эпохи и синхронизируются с началом колпашевского межледниковья.

2) Спектры с пониженным до 1.5—4%-м содержанием древесной пыльцы. Среди трав резко уменьшена роль злаков и разнотравья; возросла роль маревых, а также полыни и эфедры. Широколиственные породы исчезают. Эти спектры отражают полупустынную растительность в условиях сухого, резко континентального климата и соответствуют середине колпашевской межледниковой эпохи.

3) Спектры с содержанием древесной пыльцы порядка 11—15% (преобладают сосна, береза, редко ель; присутствуют таежные породы; широколиственных нет). Среди трав преобладают маревые и злаки. Спектры отражают степную или лесостепную (но с резким преобладанием открытых пространств) растительность в условиях прохладного и сухого климата и могут быть синхронизированы с зыряновской ледниковой эпохой в Западной Сибири.

Г о л о ц е н. Основные спорово-пыльцевые спектры голоцена характеризуются крайне пониженным содержанием древесной пыльцы (в среднем 2.6%) и резким преобладанием пыльцы травянистых ксерофитов (маревые, полыни). Они отражают растительность полупустынного типа в условиях резко континентального, сухого климата. Однако в начале голоцена климат был, по-видимому, более влажным (см. также Никифорова, 1960), а растительность — лесостепной, ибо этому времени соответствуют спектры с содержанием древесной пыльцы до 31% и с преобладанием среди пыльцы трав злаков и разнотравья (бобовые, сложноцветные).

Ход развития флоры и растительности в антропогене на территории Кустанайской области представляется в следующем виде (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Р а з в и т и е ф л о р ы и р а с т и т е л ь н о с т и в а н т р о п о г е н е

Время	Растительность	Климат	Обстановка в Западной Сибири
Поздний плиоцен—ранний плейстоцен.	Сосново-березовая лесостепь: вначале с широколиственными, затем с таежными породами.	Сравнительно теплый и влажный, в конце — похолодание.	В конце первое оледенение.
Средний плейстоцен.	Степи и полупустыни.	Сухой.	Вороновское межледниковье.
	Сосново-березовая лесостепь с таежными породами.	Сравнительно влажный прохладный.	Самаровское оледенение.
Поздний плейстоцен.	Степи и полупустыни.	Сухой.	Колпашевское межледниковье.
	Степи, может быть, лесостепь.	Сравнительно сухой.	Зыряновское оледенение.
Голоцен.	Вначале лесостепь, затем степи и полупустыни.	Вначале сравнительно влажный, затем сухой.	Послеледниковая эпоха.

Позднему плиоцену и раннему плейстоцену была свойственна лесостепная растительность с сосновыми и березовыми лесами с небольшой примесью широколиственных пород (дуб, редко липа, клен, вяз). В конце раннего плейстоцена, в связи с развитием раннечетвертичного оледенения, в Западной Сибири наступает некоторое увлажнение и похолодание климата. Вследствие этого увеличивается роль лесов, в которых, вероятно, появляются таежные породы, сопровождаемые вересковыми и папоротниками.

Начало среднего плейстоцена соответствует вороновскому межледниковью и характеризуется постепенным потеплением и осушением климата. Лесостепь сменяется степями и полупустынями с резким преобладанием ксерофитных форм (главным образом маревых). С наступлением самаровской ледниковой эпохи на территорию Кустанайской области вновь проникает березово-сосновая лесостепь и, вероятно, таежные породы. Отсутствие широколиственных пород говорит о более сильном, чем ранее, похолодании климата. С началом позднего плейстоцена и колпашевского межледниковья лесостепная растительность сменяется степной, а затем полупустынной с преобладанием маревых и полыней. Климат постепенно становится более теплым, но и более сухим.

В конце позднего плейстоцена в Западной Сибири наступает третья (зыряновская) ледниковая эпоха. Происходит новое, но менее значительное похолодание и увлажнение климата. Полупустынная растительность сменяется степной или лесостепной (но с резким преобладанием открытых пространств). В голоцене первое время, очевидно, в связи с таянием ледника, климат увлажняется и растительность принимает настоящий лесостепной характер. Однако в дальнейшем происходит иссушение климата, и лесостепь сменяется современными степями и полупустынями.

Уже в позднем плиоцене растительные формации были близки к современным, не содержали каких-либо экзотов, и основную роль в последующих изменениях растительного покрова играли перемещения растительных зон под влиянием колебаний климата, связанных с оледенениями в Западной Сибири. Эти перемещения носили циклический характер. Растительность не раз менялась то в сторону приближения к современной (степи и полупустыни — в межледниковые эпохи), то в сторону отдаления от нее (лесостепь — в ледниковые эпохи). Такие циклы (лесостепь—степь—полупустыня—степь—лесостепь) повторялись не раз, и в каждом последующем цикле растительность все более приближалась к современной, уменьшалась роль древесных пород, увеличивалось значение степных и полупустынных формаций, в которых все бóльшую роль играли травянистые ксерофиты.

Л и т е р а т у р а

К о р н и л о в а В. С. (1963а). Об антропогеновых флорах из горных областей Средней Азии. Матер. по истории фауны и флоры Казахстана, 4. — К о р н и л о в а В. С. (1963б). Основные этапы развития кайнозойских флор в Казахстане. — М а т в е е в а О. В. (1953). К истории растительности четвертичного периода в Павлодарском Прииртышье. Тр. Инст. геолог. наук АН СССР, 141, сер. геолог., 58. — Н и к и ф о р о в а К. В. (1960). Кайнозой Голодной степи Центрального Казахстана. Тр. геолог. инст. АН СССР, 45. — С х е м а стратиграфии четвертичных (антропогеновых) отложений Казахстана. (1962). Изв. АН КазССР, сер. геолог., 5 (50). — Ч а л ы х ь я н Э. В. (1963). Палинологическая характеристика антропогеновых отложений из долины р. Чидерты. Матер. по истории фауны и флоры Казахстана, 4. — Я н ш и н А. Л. (1953). Геология Северного Приаралья. Матер. к познанию геолог. строения СССР, 15 (19).

Казанский государственный университет.

(Получено 18 I 1966).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 581.9 (47) : 582.4/.9

С. Я. Соколов и О. А. Связева. Хорология древесных растений СССР. Комаровские чтения. XVII. 6.XII.1962. Изд. «Наука», М.—Л., 1965, 39 стр. с 15 рис. и вклейками в тексте.

N. E. KABANOV. S. J. SOKOLOV AND O. A. SVIAZEVA. CHOROLOGY OF TREE SPECIES. OF THE U.S.S.R. KOMAROV READINGS XVII.1965

Вслед за успешным окончанием большой шеститомной монографии «Деревья и кустарники СССР» (1949—1962 гг.) оказалось возможным подведение итогов и анализ состава дендрофлоры Советского Союза.

Одной из работ, посвященных анализу флоры СССР, является рецензируемая нами небольшая книжка С. Я. Соколова и О. А. Связевой, содержание которой было доложено на очередном «Комаровском чтении».

Авторы чтения сообщили аудитории, что в составе дендрофлоры СССР насчитывается 2883 аутохтонных вида и около 2000 видов, интродуцированных из других стран, главным образом, из Китая, Японии, п-ова Кореи (34.9%) и Северной Америки (29.4%), и нет сомнения в том, что из этих стран, как и из соседних с ними, наша отечественная дендрофлора в результате планомерной интродукционной работы в недалеком будущем обогатится новыми полезными видами древесных пород.

Анализируя состав дикорастущей дендрофлоры СССР, авторы показали также, что за последние годы 550 видов значительно продвинуты в культуре от границ своего естественного произрастения и можно с уверенностью сказать, что это не предел, не окончательная цифра. Она несомненно будет возрастать.

Число семейств дендрофлоры СССР — 74; учитывая их распределение по территории страны, авторы вычислили коэффициент флористической общности (по Жаккару) между различными районами страны. Так, районы Арктики СССР должны быть отнесены к обособленной, наиболее бедной семействами области. Между такими крупными районами, как например Восточная и Западная Сибирь, отмечается наивысший показатель общности семейств (82.5%), довольно высокий процент общности установлен между европейской частью СССР и Кавказом (80.9%), Дальним Востоком и Кавказом (61.7%), Средней Азией и Кавказом (69.2%). Авторы справедливо связывают такое распределение семейств со сложной геологической историей нашей страны, когда на ней отмечались различного характера неоднократные морские трансгрессии, активные и мощные горообразовательные процессы, обширные оледенения, интенсивная вулканическая деятельность и т. п., что, конечно, сказалось на разрыве ареалов ряда видов, на сохранении их в наиболее благоприятных условиях и т. п.

Авторами чтения указывается также, что эндемичных семейств в дендрофлоре СССР нет, но зато очень велико число эндемичных видов — 1176 (40.8%). Показав их распределение в зонально-географическом разрезе, авторы, как нам кажется, не без основания считают, что в систематических обработках, произведенных за последние годы, исследователи понимают некоторые виды древесных пород в сравнительно узком объеме и тем самым, естественно, завышают процент эндемизма.

Заслуживает быть особо отмеченным предложенный авторами оригинальный табличный способ показа ареалов семейств, числа их родов и видов по отдельным крупным физико-географическим районам нашей страны (Дальний Восток, Средняя Азия, Крым, Кавказ, Сибирь, табл. 2—4), при этом хорошо прослеживается общий ареал и выявляются районы, в которых представлены максимумы числа родов и видов. Такой способ показа дает многое для понимания и характеристики дендрофлоры.

Продолжая анализ видового состава, авторы привели интересные данные о числе видов флористически господствующих семейств (табл. 6) и эндемичных родов в СССР (табл. 7), причем выяснилось, что преобладающими в дендрофлоре СССР являются ивовые, розоцветные, бобовые, губоцветные и др. Среди эндемичных родов мы не встречаем ни одного вида дерева, а остальные жизненные формы распределяются следующим образом: кустарников 8, полукустарников 4, кустарничков 1 вид. Большая часть эндемичных родов древесных растений приходится на районы Средней Азии.

Небезынтересны данные о флористическом спектре древесных растений, который авторы составили для Средней Азии; было бы очень интересно и полезно составить для всех остальных крупных физико-географических районов страны, но авторы не выполнили этой работы. Интересны данные о составе жизненных форм растений; в частности, установлено, что кустарники и полукустарники решительно преобладают. Нам представляется, что этот анализ жизненных форм был бы особенно содержательным, если бы он сопровождался показом и характеристикой важнейших эдификаторов и доминантов, которые участвуют в сложении не только древесных типов растительности, но и играют ведущую роль в формировании отдельных ярусов, синузий. Таким анализом была бы более полно выявлена фитоценотическая роль отдельных видов древесных растений, и более четко намечены перспективы в направленном изменении географии отдельных типов растительного покрова, пути обогащения древесными породами различных физико-географических районов.

Работа заканчивается проектом дендрологического районирования СССР, в основу которого авторы положили данные о географии семейств, родов, видов и жизненных форм древесных растений. Они предложили установить четыре зоны (с севера на юг): кустарников, кустарников и деревьев, полукустарников и кустарников и зону горных стран. Каждая из названных зон подразделяется на ряд провинций, за основу выделения которых взяты особенности флористического состава и соотношение жизненных форм.

Авторы предложили наиболее детально расчленить вторую зону — зону кустарников и деревьев, занимающую значительную территорию в европейской и азиатской частях СССР. Для нее, как и для первой зоны — кустарников, выделены три провинции и в пределах последних еще подпровинции и полосы 1-го и 2-го порядка, располагающиеся в широтном направлении. Следует отметить, что полосы авторы предлагают далеко не для всех подпровинций. Они приведены для Европейской провинции и ее Западно-Европейской, Европейской, Карело-Мурманской, Русской и Северной подпровинций; в Сибирской провинции во всех подпровинциях, за исключением анадырской, а для обширной Дальневосточной провинции полосы выделены только для Сахалинской подпровинции.

Материала, поясняющего такое расчленение на полосы, авторы не привели, а поэтому остается неясным, почему, например, не намечено полос во всех остальных подпровинциях Дальневосточной провинции — забайкальской, алданской, охотской, зее-удской, амгуньской, сихотэ-алиньской.

Если авторы считают возможным показать эти полосы для сахалинской подпровинции, то они с таким же основанием должны быть показаны для всех остальных, в том числе для камчатской. В частности, для последней полоса приведена для Центральнокамчатской депрессии, однако хорошо известно, что, например, такой вид, как *Betula ermani*, распространен очень широко и с учетом набора других видов (сопутствующих и характерных на той же Камчатке) мог бы послужить основанием для выделения других полос.

Раз мы упомянули о Камчатке и Сахалине, то следовало бы уточнить, что *Larix kurilensis* встречается в обоих этих районах, но в первом, согласно Н. В. Дылису (1961 г.), мы имеем дело с *Larix kurilensis* var. *glabra* N. Dijlis, а во втором — с *Lаurix kurilensis* var. *kurilensis* N. Dijlis. На Сахалине еще сравнительно велика доля участия темнохвойных древесных пород — *Picea yezoensis* и *Abies sachalinensis*. Включать же *Abies gracilis* в Камчатскую провинцию вместе с *Larix kurilensis*, которой, кстати сказать, там нет совершенно, не следовало. *Abies gracilis* была и останется реликтовым, эндемичным видом крайне узкого локального распространения и значения.

Несколько слов о зоне горных стран. Авторы считают, что они «характеризуются по провинциям, в которые они входят». С этим можно было бы согласиться, но возникает вопрос, почему же зоны гор не выделены, например, там, где существуют такие крупные горные области, как Уральский хребет, система Алтае-Саянских и других хребтов, почти для всего Забайкалья, горной области Большого и Малого Хингана, Сихотэ-Алиня, да и вообще всего северо-востока и северо-запада Колымо-Охотской и Чукотско-Анадырской горной страны. Ведь эти хребты и даже горные области своим присутствием в каждой провинции или подпровинции вносят существенные изменения в поясное распределение типов лесной и прочей растительности, среди которой встречается немало растений, достигающих определенных экологических и высотных рубежей. Если это признать, а это бесспорно и доказано многочисленными геоботаническими исследованиями, то тогда в работе авторов последнее нашло бы отражение и было бы показано на карте дендрологического районирования.

Выделять и особо характеризовать районы древесной флоры на территории нашей страны с огромными горными сооружениями при любом проекте районирования безусловно необходимо и, вероятно, в некоторых случаях их пришлось бы показывать внемасштабным условным знаком, но включать их в одну зону — зону горных стран, как это сделали авторы, и полагать, что они равнозначны всем предыдущим зонам, едва ли будет правильным.

Горы и особенно горные системы в силу высотных почвенно-климатических особенностей должны рассматриваться во всех провинциях и подпровинциях как азональные, но характерные явления.

Очень интересны оригинальные карты ареалов некоторых характерных родов сем. *Pinaceae*, которые авторы дали на отдельных вклейках. Они несомненно обогащают наши знания и приближают нас к истинной картине географического распределения хвойных. Приходится лишь пожалеть, что для таких районов, как южная часть Хабаровского и весь Приморский край, где многие границы древесных пород идут почти меридионально и в ряде случаев опоясывают горную область Сихотэ-Алиня, следовало бы эту врезку дать в более крупном масштабе, чем это сделали авторы; чтение ареалов этой части советского Дальнего Востока затруднительно. Одинаково это относится и к Кавказу, где также много характерных видов древесных пород, заслуживающих более дробного показа их географии.

Имеются и другие мелкие упущения — не совсем правильно приведены границы распространения *Abies sachalinensis* на Сахалине и восточная граница *Larix dahurica* в южной части Приморского края, но они, повторяем, не снимают общего положительного впечатления от всей работы, которую выполнили авторы.

Авторы выполнили нужную и очень скрупулезную работу по анализу состава дендрофлоры СССР и дали хорошую обзорную ботанико-географическую работу, являющуюся дополнением к вышедшим шести томам издания «Деревья и кустарники СССР».

Известно, что не так давно закончена публикацией 30-томная «Флора СССР» — монументальная коллективная монография, в которой подведены итоги изучения флористического инвентаря нашей великой Родины, и нам хотелось бы пожелать всему авторскому коллективу «Флоры» скорейшего составления такой новой работы, в которой были бы показаны богатства видового состава, выявлены флористические и ботанико-географические особенности флоры Советского Союза в целом и локальных флор и даны важнейшие теоретические и практические выводы, подобные тем, что сделали С. Я. Соколов и О. А. Связева для дендрофлоры СССР.

Н. Е. Кабанов.

Лаборатория лесоведения
Академии наук СССР
с. Успенское Московской области.

(Получено 25 VII 1965).

L. Wehmeyer. A world monograph of the genus *Pleospora* and its segregates. The University of Michigan press. Ann Arbor. 1961, 451 p., 25 plate, 244 fig. (**Л. Вемейер.** Мировая монография рода *Pleospora* и близких к нему родов).

B. TOMILIN. L. WEHMEYER. A WORLD MONOGRAPH OF THE GENUS *PLEOSPORA* AND ITS SEGREGATES. 1961

Рецензируемая работа в некотором отношении представляет собой совершенно исключительное явление в современной микологической литературе, особенно в разделе ее, связанном с изучением микромицетов.

Сказанное прежде всего проявляется в подходе автора к вопросу о виде у грибов рода *Pleospora* и близких к нему родов. Как известно, в систематике микроскопических грибов, в том числе и грибов, разбираемых в книге Л. Вемейера, в силу определенной специфичности этих организмов до последнего времени все еще особое значение придают вопросу приуроченности того или иного вида гриба к строго определенному виду или роду растения-хозяина. Объясняется это в первую очередь скудностью морфологических признаков, которые могли бы быть использованы в целях таксономии. С другой стороны, наблюдения в природе показывают, что многие виды микромицетов из самых различных систематических групп нередко обладают сравнительно узкой специализацией по отношению к питающему растению.

Указанные обстоятельства и послужили основанием тому, что систематика многих групп микромицетов строилась, да нередко строится в значительной степени и теперь, с учетом не столько морфологии грибов, сколько на основе предполагаемой строгой приуроченности их к определенным питающим растениям. Результатом этого явилось то, что многие виды микроскопических грибов, в том числе и грибов рода *Pleospora*, оказались описанными как новые на основании лишь того, что были встречены на ином растении-хозяине.

Заслугой Вемейера и является в первую очередь то, что он сумел построить таксономию рода *Pleospora* и других разбираемых им родов исключительно на основе морфологических данных. Что же касается специализации грибов рода *Pleospora*, то она в общем отличается столь значительной широтой, что какой-либо роли в систематическом отношении играть не может. Разбирая данный вопрос, Вемейер разбил род *Pleospora* на несколько групп.

К первой группе он относит виды, развивающиеся преимущественно на двудольных растениях: *P. ambigua* (Berl. et Bres.) Wehm., *P. calvescens* (Fr.) Tul., *P. chlamydospora* Sacc., *P. comata* Awd. et Niessl, *P. coronata* Niessl, *P. dichromatricha* (Speg.) Wehm., *P. dura* Niessl, *P. eocoronis* (Clem.) Wehm., *P. helvetica* Niessl, *P. kansensis* Ell. et Ev., *P. pellita* (Fr.) Rab., *P. penicillus* (Schm.) Fck., *P. phaeocomoides* (Berk. et Br.) Wint., *P. richtophensis* Ell. et Ev. и др.

Ко второй группе — виды, встречающиеся на древесных растениях: *P. amelanchieris* Wehm., *P. chamaeropsis* (Dur. et Mont.) Sacc., *P. inverecunda* (de Not.) Ces., *P. laricina* Rehm, *P. obtusa* (Fck.) Höhn., *P. shepherdiae* Pk. и др.

К третьей группе — виды, характерные в основном для однодольных растений: *P. alismatis* Ell. et Ev., *P. bataanensis* Petr., *P. clypeata* Wehm., *P. gigantea* (Dur. et Mont.) Sacc., *P. heleocharidis* Karst., *P. infernalis* (Niessl) Wehm., *P. opaca* Wegelin, *P. punctata* Wehm., *P. phragmospora* (Dur. et Mont.) Ces., *P. straminis* Sacc. et Speg., *P. raetica* Müll., *P. thuemeniana* Sacc. *P. valesiaca* (Niessl) Müll. и др. Некоторые из них, как например *P. opaca*, *P. raetica* приурочены преимущественно к злакам, другие — *P. rubicunda*, *P. valesiaca* и т. д. — к осокам, третьи — *P. infernalis*, *P. phragmospora* и т. д. — к остальным группам однодольных растений.

Среди последних встречаются и более узко специализированные виды; например, *P. pulchra* Kirschst. и *P. thurgoviana* Wegelin до сих пор были найдены лишь на видах *Typha*. Вемейер, однако, считает, что столь строгая приуроченность объясняется, возможно, просто недостатком сведений по этому вопросу.

Как уже говорилось выше, Вемейер строит систематику рода *Pleospora* и близких к нему родов *Platyspora*, *Clathrospora* и *Pyrenophora* исключительно на морфологических данных. При этом из всех морфологических признаков он особое значение, естественно, придает строению спор, указывая, что на основании этого признака практически можно идентифицировать любой вид рода *Pleospora*. Что же касается морфологии сумок и псевдотециев, то, по его мнению, эти признаки имеют лишь сугубо второстепенное значение.

По морфологии спор виды рода *Pleospora* делятся Вемейером на три типа: «leptosphaeria», «vulgaris» и «herbarum».

Тип строения, носящий название «leptosphaeria», является наиболее простым. Споры видов, построенные по этому образцу, узковеретеновидные или почти булавовидные, на концах более или менее заостренные и по своей общей конфигурации очень близки к спорам видов рода *Leptosphaeria*. Указанное сходство нередко становится еще более полным вследствие того, что клетка, расположенная сразу же после первичной поперечной перегородки, бывает более широкой, чем все остальные. Единственное небольшое отличие спор видов рода *Pleospora*, имеющих лептосфероидный тип строения, от типичных представителей рода *Leptosphaeria*, заключается в наличии у первых одной неполной вертикальной (= продольной) перегородки. Как правило, эта перегородка проходит только через центральные клетки и очень редко через конечные. Следует, однако, отметить, что известно немало случаев, когда у некоторых спор вертикальная перегородка может вообще отсутствовать. В качестве примеров видов, споры которых имеют лептосфероидное строение, можно указать *P. delicatula* (Vestergr.) Wehm., *P. hyphasmatis* (Ell. et Ev.) Wehm., и др.

Следующий тип строения спор носит название «vulgaris». Характерным примером строения спор этого типа следует считать споры гриба *P. phaeocomoides* (Berk. et Br.) Wint., которым присуще наличие крестообразно перекрещивающихся поперечных и продольных перегородок. Однако по общей конфигурации споры этого типа весьма близки к спорам типа «leptosphaeria». Сходство иной раз бывает еще более полным вследствие того, что продольная перегородка у этих спор нередко проходит лишь через центральную часть споры.

Примером строения спор типа «herbarum» являются споры *P. herbarum* (Fr.) Rab., *P. scrophulariae* (Desm.) Höhn., и др., отличающиеся в первую очередь наличием V-образной вертикальной перегородки в конечных клетках спор. Чрезвычайно типично для них является также и то, что по своей общей конфигурации они широко эллипсоидальные и округлые на концах.

Каждый из описанных выше типов строения спор в свою очередь подразделяется на основании количества поперечных перегородок, а у спор с типом строения «vulgaris» и «herbarum» также и вертикальных перегородок.

Помимо перечисленных признаков, Вемейер использовал и некоторые другие особенности морфологии грибов, что позволило ему произвести еще большую дифференциацию рода *Pleospora*. Так, на основании того, что виды *P. chartarum* Fck., *P. ipomoeae* (Clem.) Wehm., *P. punctiformis* Niessl и *P. togwotiensis* Wehm. имеют несколько уплощенные споры, он выделил их в подрод *Platysporoides*.

В связи с наличием у видов *P. bataanensis* Petr., *P. clypeata* Wehm., *P. doidgeae* Petr., *P. gigantea* (Dur. et Mont.) Sacc., *P. infernalis* (Niessl) Wehm., *P. opaca* Wegelin, *P. phragmospora* (Dur. et Mont.) Ces., *P. thuemeniana* Sacc. очень темной окраски спор, нередко делающей их непрозрачными, автор выделил подрод *Montagnula*.

Приуроченность видов *P. amelanchieris* Wehm., *P. chamaeropsis* (Dur. et Mont.) Sacc., *P. ellisii* Wehm., *P. henningsiana* Ruhl., Henn. et Paul, *P. hookeri* (Borr.) Keissl., *P. inverecunda* (de Not.) Ces., *P. laricina* Rehm, *P. leptosphaerioides* Sacc. et Therry, *P. obtusa* (Fck.) Höhn., *P. shepherdiae* Pk., *P. vitalbae* (de Not.) Berl. к древесному субстрату дала Л. Вемейеру повод для выделения их в подрод *Teichosporoides*.

Три вида — *P. coluteae* (Goid.) Wehm., *P. oblongata* Niessl и *P. wegeliniana* Müll., споры которых имеют типично цилиндрическую форму, выделены автором в подрод *Cylingrosporeae*.

Наконец, подавляющее большинство видов (80 видов) отнесено к подроду *Pleospora*. Последний в свою очередь подразделяется на две секции: *Leptosphaeroides* и *Pleospora*. Перечислить все виды, относящиеся соответственно к каждой из упомянутых секций, было бы затруднительно, поэтому я ограничусь некоторыми примерами.

К секции *Leptosphaeroides* относится 51 вид. Типом является *P. pellita* (Fr.) Rab. В секцию, кроме того, включены следующие виды: *P. asperulae* Pass., *P. coronata* Niessl, *P. delicatula* (Vestergr.) Wehm., *P. hyphasmatis* (Ell. et Ev.) Wehm., *P. mollis* Stard., *P. ruthenica* Petr., *P. tomentosa* Wehm., *P. vagans* Niessl и т. д.

Секция *Leptosphaerioides* далее подразделяется еще на 8 серий. Разделение секции на серии основано также на морфологии спор. В основу этой дифференциации положены общая их форма, окраска, количество поперечных и вертикальных перегородок и т. д.

К секции *Pleospora* относятся 24 вида. Типом является *P. herbarum* (Fr.) Rab. Секция *Pleospora* разделяется на две подсекции: *Vulgaris* и *Pleospora*.

К подсекции *Vulgaris* относится 7 видов. Типом является *P. phaeocomoides* (Berk. et Br.) Wint. Помимо того, сюда входят *P. cytisi* Fck., *P. eocoronis* (Clem.) Wehm., *P. orbicularis* Awd., *P. raetica* Müll., *P. richtophensis* Ell. et Ev. и *P. subalpina* Müll.

Подсекция *Pleospora* насчитывает 17 видов. Типом является *P. herbarum* (Fr.) Rab. Из других видов сюда входят *P. androsaces* Fck., *P. comata* Awd. et Niessl, *P. scrophulariae* (Desm.) Höhn., *P. tragacanthae* Rab. и др.

Учитывая указанные выше морфологические особенности и названные таксономические группы, Вемейер разработал чрезвычайно удобный для употребления ключ для определения видов р. *Pleospora* и близких к нему родов *Platyspora*, *Clathrospora* и *Pyrenophora*.

Говоря о систематической части рецензируемой работы, необходимо также отметить, что в конце книги приводятся прекрасно выполненные рисунки и микрофотографии всех упомянутых видов, принадлежащих к родам *Pleospora*, *Platyspora*, *Clathrospora* и *Pyrenophora*, которые в значительной степени облегчат работу по идентификации соответствующих грибов.

Немалый интерес представляет также глава книги, посвященная географическому распределению представителей грибов рода *Pleospora*.

Как справедливо замечает Вемейер, говорить о географическом распределении грибов вообще и грибов рода *Pleospora*, в частности, пока что весьма и весьма трудно. Причиной этому является недостаточность литературных сведений по данному вопросу, а также скудность гербарного материала. В связи с этим микологические работы, посвященные вопросам фитогеографии, в настоящее время весьма редки. Исследования Вемейера в этом отношении представляют большую ценность, хотя, безусловно, их следует считать еще предварительными и в дальнейшем они будут значительно дополнены. Однако это нисколько не умаляет заслуги автора, которого следует считать одним из пионеров в этой области микологических исследований. Переходя далее непосредственно к разбору главы, посвященной географическому распределению грибов рода *Pleospora*, следует прежде всего отметить, что автор разбил все виды этого рода на следующие фитогеографические группы: субарктические виды; альпийские — виды, встречающиеся в высокогорных районах Альп и других горных систем Европы; ближневосточные — виды, распространенные в горных районах Балкан и Малой Азии; виды прибрежных районов тихоокеанского побережья Северной Америки; виды горных районов центральной части Северной Америки, т. е. района Скалистых гор; виды низменных областей.

Наиболее типичными субарктическими видами являются *P. galii* Wehm., *P. galiorum* Wehm., *P. gigaspora* Karst., *P. heleocharidis* Karst., *P. longispora* Speg., *P. magnusiana* Berl.. *P. vagans* Niessl; альпийскими — *P. androsaces* Fck., *P. anthyllidis* Awd. et Niessl, *P. gigaspora* Karst., *P. graminearum* Wehm., *P. helvetica* Niessl, *P. nivalis* Niessl, *P. raetica* Müll., *P. rubicunda* Niessl, *P. tragacanthae* Rab.; ближневосточными — *P. amphoricarpi* (Bub.) Wehm., *P. chlamidospora* Sacc., *P. curvasca* Bub., *P. persica* Syd., *P. rudis* Berl.; Виды прибрежных районов — *P. amplispora* Ell et. Ev., *P. helvetica* Niessl, *P. plurisephata* Wehm., *P. rainierensis* Wehm., *P. rictophensis* Ell. et. Ev. var. *pallida* Wehm., *P. rubicunda* Niessl var. *americana* Wehm.; видами горных районов центральной части Северной Америки являются *P. anthyllidis* Awd. et Niessl va .*abbreviata* (Fck.) Wehm., *P. coloradensis* Ell. et Ev., *P. herbarum* (Fr.) Rab. var. *occidentalis* Wehm., *P. montana* Wehm., *P. njegusensis* Bub., *P. pleosphaerioides* Wehm., *P. rachtophensis* Ell. at Ev., *P. tomentosa* Wehm.; низменных областей — *P. alismatis* Eill. et Ev., *P. amelanchieris* Wehm., *P. calvescens* (Fr.) Tul., *P. chamaeropsis* (Dur. et Mont.) Sacc., *P. henningsiana* Ruhl., Henn. et Paul, *P. hungarica* (Moesz.) Wehm., *P. infernalis* (Niessl) Wehm., *P. leptosphaerioides* Allesch., *P. orbicularis* Adw. *P. phragmospora* (Dur. et Mont.) Ces., *P. setigera* Niessl, *P. trichostoma* (Fr.) Ces. et de Not. и др.

Оценивая работу Л. Вемейера в целом, следует отметить, что она представляет значительный вклад в микологию и нет никакого сомнения, что эта превосходная монография станет настольной книгой микологов, изучающих сумчатые грибы.

Давая рецензируемому труду в общем в высшей степени положительную оценку, я в то же время считаю нужным отметить и некоторые его недостатки. Работа Вемейера посвящена обзору грибов рода *Pleospora* в мировом масштабе, однако в ней почти начисто отсутствуют какие-либо сведения о грибах этой группы, обнаруженных в пределах Советского Союза. Это видно уже из списка гербариев, материалы которых были использованы Вемейером. Понятно, что отсутствие данных, касающихся территории, равной $^1/_6$ части земного шара, сильно обедняет работу. Между тем в гербариях Советского Союза хранятся значительные коллекции по роду *Pleospora*. Обширные сведения об этих грибах содержатся также в советской микологической литературе, которая Вемейером также почти не использована. Кстати, о литературе. Большим недостатком книги является отсутствие в ней списка использованной литературы, что, понятно, сильно затрудняет работу читателя.

Удивление вызывает способ цитирования синонимики отдельных видов; в одних случаях Вемейер приводит перечень синонимов сразу же после видового названия гриба и соответствующей ссылки на литературу, в других перечень синонимов помещается почему-то после описания гриба, указания растений, на которых он развивается, и характеристики географического распространения.

К числу мелких погрешностей, свойственных рецензируемой книге, следует также отнести отсутствие в отдельных случаях строгой выдержанности в цитировании имен некоторых авторов. Так, например, в одних случаях фамилии Ellis et Everhart сокращаются до E. et E., в других — Ell. et Ev., или в одних случаях пишется Thüm., в других Thuem., или то Höhnel, то Höhn. и т. д.; впрочем нет смысла приводить большее количество подобных примеров, тем более что они встречаются довольно редко.

В заключение мне хочется подчеркнуть еще раз, что небольшие погрешности, которые можно разыскать в книге, конечно, не сказываются на чрезвычайно положительной оценке труда Л. Вемейера, который, по моему мнению, сыграет важную роль в дальнейшем развитии работ, связанных с изучением не только грибов рода *Pleospora*, но и всей группы аскомицетов вообще.

Б. Томилин.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 13 VIII 1965).

УДК 582.26 : 58.051

Э. А. Штина

ТРИ ОБЗОРА ПО ПОЧВЕННОЙ АЛЬГОЛОГИИ (РЕЦЕНЗИЯ)

J. W. G. Lund. Soil algae. In: «Physiology and biochemistry of algae». Ed. R. A. Lewin. New York, 1962 : 759—770. (**Лунд.** Почвенные водоросли).

L. M. Shields and **L. W. Durell.** Algae in relation to soil fertility. Bot. Rev., 40. 1, 1964 : 92—128 (**Шилдс** и **Дерелл.** Водоросли и почвенное плодородие).

R. N. Singh. Rôle of blue-green algae in nitrogen economy of Indian agriculture. ICAR, New Delhi, 1961 : 1—175, ill. (**Сингх.** Роль синезеленых водорослей в азотном балансе земледелия Индии).

E. A. SHTINA. A REVIEW OF THREE SURVEYS ON SOIL ALGAE

Прошло много лет со времени опубликования обзоров М. М. Голлербаха (1946 г., 1953 г.), обобщающих накопленные к тому времени данные о распространении почвенных водорослей и роли их в почвенных процессах. За эти годы не только широко развернулись работы по исследованию почвенных водорослей, но и проведены опыты их практического использования. Поэтому назрела необходимость обобщения накопленных материалов и издания сводки современных знаний в области почвенной альгологии.

Рецензируемые работы направлены к выполнению этой задачи; они рассматривают отдельные стороны учения о почвенных водорослях и поэтому не дублируют, а дополняют друг друга.

Первая из этих сводок — «Почвенные водоросли» докт. Лунда (Англия) — составляет одну из глав капитального труда «Физиология и биохимия водорослей», осуществленного под редакцией Р. А. Левина. Не вдаваясь в подробный разбор и оценку всей монографии, необходимо подчеркнуть исключительную ценность этого издания — первой книги, специально посвященной физиологии водорослей. Широкий фронт альгологических исследований, обусловленный большими и разносторонними перспективами использования водорослей, вызвал настоятельную потребность в такого рода сводке. Задуманная как обобщение новейших данных по физиологии и биохимии водорослей, монография составлена из кратких, но содержательных обзоров, написанных ведущими специалистами. В книге содержатся 55 глав, объединенных в 4 части: «Питание и метаболизм», «Состав клеток и продуктов обмена», «Физиология целых клеток и растений» и «Физиологические аспекты экологии». В последнюю часть входит и рецензируемый обзор Лунда «Почвенные водоросли». В соответствии с общей темой всей монографии в нем обсуждаются некоторые вопросы физиологии и экологии почвенных водорослей. Отношение водорослей к условиям почвенной среды составляет содержание трех разделов статьи — «Физическая среда», «Химическая среда» и «Биологическая среда». Показаны физиологические основы устойчивости почвенных водорослей к недостатку влаги и длительному высушиванию, к изменениям интенсивности света и к жизни в темноте, к высоким и низким температурам, к крайним показателям pH и к высоким концентрациям солей. Несмотря на краткость,

относящиеся сюда материалы обсуждаются критически и дополняются собственными исследованиями автора. Так, наблюдения автора подтверждают данные Бристоль-Роач (Bristol-Roach, 1927 г.) о влиянии быстроты высушивания на жизнеспособность водорослей; при рассмотрении светового режима автор подчеркивает значение положения клеток по отношению к неровностям почвенной поверхности (нанорельефу) и, что особенно важно для понимания жизни водорослей в почве, — проникновение света по трещинам почвы.

Сравнивая противоречивые данные — Зауера (1956 г.) и Штиной (1959 г.), с одной стороны, и Денфлера (Denfler, 1949 г.), — с другой, — об отношении *Nitzschia palea* к влажности почвы, автор обращает внимание на важность точного определения систематического положения видов, являющегося основным условием сопоставления. В свое время автор выполнил блестящие исследования по почвенным диатомеям (Lund, 1945 г., 1946 г.), показавшие большое разнообразие видов и особые трудности при определении почвенных форм. Поэтому при современных методах определения довольно часто можно предполагать, что один и тот же вид у разных авторов выступает под разными названиями, и, наоборот, под одним названием — разные виды.

В разделе «Химическая среда» основное внимание уделено вопросам питания почвенных водорослей. Пока все еще имеется мало данных об их минеральном питании, но, как справедливо отмечает автор, многое из обширной литературы по физиологии водорослей, особенно о *Chlorella*, относится и к этим водорослям. Вместе с тем отмечается сходство метаболизма водорослей и высших растений, что позволяет использовать водоросли в качестве биологических индикаторов почвенного плодородия; соответствующие методы предложены Чаном (Tchan, 1959 г., 1963 г.).

Рассматривая основные работы по азотфиксации у *Cyanophyta*, Лунд не дает четкого заключения о значении этого процесса в почвах, однако отмечает, что минеральный и особенно нитратный азот подавляет азотфиксацию. В свете последних исследований по азотфиксирующим синезеленым (Мохамед Самех Таха, 1963 г.; Перминова, 1964 г.) этот вывод требует уточнения: некоторые водоросли фиксируют азот и в присутствии нитратов. Точно так же есть принципиально новые данные и в вопросе о гетеротрофном питании водорослей. Лунд уделяет основное внимание конкуренции за органическую пищу между водорослями и гетеротрофными организмами, справедливо ссылаясь на наблюдения о вредном влиянии свежего органического вещества на почвенные водоросли. Недавние работы Паркера (Parker, 1961 г.) показали, что по крайней мере у некоторых видов почвенных водорослей имеют место симбиотические отношения с бактериями, обеспечивающие гетеротрофное питание водорослей.

В разделе «Биологическая среда» Лунд рассматривает возможные направления взаимодействия водорослей с высшими растениями и с почвенными микроорганизмами.

Итогом статьи является небольшой обзор данных о влиянии водорослей на физические и химические свойства почвы.

К достоинствам работы Лунда необходимо отнести довольно полный охват современной литературы по почвенным водорослям (в списке литературы 116 источников) и, что далеко не всегда бывает в такого рода сводках, использование основных советских почвенно-альгологических работ.

Вторая сводка — «Водоросли и почвенное плодородие», составленная Шилдс и Дереллом (США), посвящена взаимодействиям водорослей и почвенной среды. С одной стороны, обсуждается роль водорослей в создании почвенного плодородия, с другой — влияние почвенных условий на распространение водорослей. Авторы справедливо отмечают, что почвенные водоросли очень слабо изучены в сравнении с водными формами; работа строится как обобщение исследований по систематике, физиологии и экологии почвенных водорослей.

В разделе «Роль почвенных водорослей» рассматриваются следующие процессы, связанные с жизнедеятельностью водорослей: 1) заселение («колонизация») и выветривание горных пород; в этом процессе водоросли участвуют как накопители первичного гумуса и азота и как агенты разложения некоторых минералов; 2) заселение поверхности почв, где водоросли нередко образуют корочки или пленки; последние защищают почву от эрозии, предотвращают вымывание минеральных солей и, так же как и на скальных поверхностях, обогащают почву органическим веществом; 3) накопление азота посредством азотфиксации или симбиоза с азотфиксирующими бактериями; особенно подробно даются сведения об азотфиксации; правда, наряду с материалами, показывающими роль этого процесса в природе, приводятся и не относящиеся к этой теме данные, например данные о механизме азотфиксации.

К сожалению, весь раздел о роли водорослей в почвообразовании лишен количественных характеристик: совсем нет цифр, показывающих количество водорослей в почве и на ее поверхности и массу образуемого ими органического вещества. Накопление азота иллюстрируется цифрами, полученными для водных культур (Allison a. Morris, 1937; Allen, 1956 г.). Лишь собственные данные авторов получены в полевых условиях, но и они говорят только о повышении содержания азота в водорослевых корочках, но не дают представления об абсолютных размерах азотсобирающей деятельности водорослей в природе. Между тем такого рода сведения, хотя и скудные, в литературе имеются.

В разделе «Условия, определяющие рост и распространение почвенных водорослей» авторы приводят большой фактический материал. К сожалению, в его расположении нет стройной системы; поэтому в обилии фактов нелегко найти выводы о закономерностях распространения водорослей. Правда, авторы выделяют 4 фактора: субстрат, pH, водный режим и глубину, но в понятие «субстрат», например, включают и окультуренность почвы, и влияние высших растений, и удобрения, и физические свойства почвы; естественно, что многие из этих факторов взаимосвязаны с водным режимом и pH почвы, и, приняв указанную рубрикацию, авторы вынуждены повторяться.

Специальный раздел посвящен флористическому составу почвенных водорослей. Он строится в основном на исследованиях, проведенных в США, и производит впечатление отрывочных данных о распространении отдельных видов, главным образом синезеленых водорослей. Авторы не провели полного анализа состава почвенной альгофлоры; в частности, нет сводных данных относительно встречаемости водорослей различных типов и совсем не упоминаются водоросли типа *Xanthophyta*, очень характерные для почвы.

В заключение дан раздел «Культура почвенных водорослей».

Несмотря на солидный объем, обзор Шилдс и Дерелла уступает сводке Лунда. Во-первых, как упоминалось выше, изложение недостаточно четкое и систематизированное; в сводке немало повторений: «Выводы» составляют 25% объема и представляют собою выдержки из вышеизложенного текста. Во-вторых, данные разных авторов излагаются без критического обсуждения, тогда как некоторые из этих данных вызывают большое сомнение. Например, сомнительно утверждение, что оптимальная влажность почвы для водорослей та же, что для бактерий и актиномицетов (40—60%); трудно согласиться, что одной из немногих диатомей, растущих на сухих каменистых субстратах, является *Fragilaria capucina*; цитируемая авторами работа Скиннера (Skinner, 1932 г.) не дает оснований для вывода, что водоросли размножаются в почве в темноте. В-третьих, авторами недостаточно полно учтена новейшая литература; из работ последнего десятилетия цитируются почти исключительно американские; советские работы составляют 8 названий из 182, из них лишь 5 непосредственно принадлежат к почвенно-альгологическим.

Необходимо отметить, что сокращенный перевод этой статьи был напечатан в журнале «Сельское хозяйство за рубежом. Растениеводство», № 1 за 1965 г. К сожалению, в переводе допущены грубые ошибки, искажающие смысл. Вот несколько примеров. Вместо стоящей в подлиннике фразы «Водоросли вносят органическое вещество и азот» написано: «Водорослям необходимы органическое вещество и азот». Заголовок «Contribution to total nitrogen» переведен как «Требования к азоту», а речь идет о накоплении (вкладе) азота водорослями. Абсурдом звучит фраза «На рост водорослей влияют плотность субстрата и инсоляция, которые в свою очередь зависят от водоснабжения». Неправильно переведены многие специальные термины: «*Xanthophyceae*» переведено как «Бурые водоросли», «herbarium sheet» (гербарный лист) — как «высушенный внешний слой» и т. д. Редакции этого сельскохозяйственного журнала следует следить за строгим соблюдением специальной терминологии и привлекать к редактированию специалистов в той или иной узкой области.

Третья сводка — книга Р. Сингха (Индия), посвященная роли азотфиксирующих синезеленых водорослей в земледелии Индии, включает как обзор литературных данных, так и материалы экспериментальных исследований самого автора. Однако содержание монографии не ограничивается темой заглавия; наряду с материалами по азотфиксирующим водорослям в книге дается обзор литературы более широкого плана — о распространении и роли почвенных водорослей вообще.

Книге предпослано предисловие докт. Бурриса (Висконсинский унив., США); в нем отмечено значение азотфиксирующих водорослей в земледелии рисосеющих стран и высказана надежда, что монография Сингха будет стимулировать теоретические и практические работы по использованию водорослей — азотфиксаторов.

Монография содержит 10 глав. В 1-й, вводной, главе дается краткий обзор состояния обсуждаемой проблемы; во 2-й — общая характеристика синезеленых водорослей. Глава 3-я характеризует вневодные ценозы водорослей, причем автор придерживается классификации Фрича (Fritsch, 1922 г.); особо отмечается распространение почвенных синезеленых водорослей в Индии.

Большой интерес представляет 4-я глава — «Методы исследования почвенных водорослей и их азотфиксирующей способности»; в ней излагаются методы культивирования водорослей, способы получения альгологически и бактериологически чистых культур и методы определения азотфиксации. Подробно обсуждая методы количественного учета водорослей, автор рекомендует два из них (они были использованы Сингхом при определении массы наземных водорослевых пленок): 1) прямой счет в счетной камере и 2) спектрофотометрическое определение пигментов (найдена хорошая корреляция между числом нитей *Cylindrospermum licheniforme* и содержанием миксоксантина). Кроме того, описан метод картирования водорослевых разрастаний и последующего вычисления накопленного ими азота. Несомненно, эти методы заслуживают внимания и испытания, поскольку мы не имеем достаточно достоверных методов определения продуктивности почвенных водорослей.

Глава 5-я — «Азотфиксация» — представляет собой сводку современных знаний об азотфиксации у синезеленых водорослей (история вопроса, распространение азотфиксирующей способности у водорослей, физиология и экология этого процесса).

Глава 6-я специально посвящена азотфиксации на рисовых полях и наиболее богата экспериментальными материалами автора. Исследован состав водорослей рисовых полей Индии, периодичность их роста и факторы, влияющие на рост водорослей и размеры азотфиксации в культурах. Приводятся, по данным разных исследователей, итоги опытов по инокуляции почвы азотфиксирующими водорослями и цифры накопления азота в почве, от 15.5 кг/га (Prasad, 1949 г.) до 78.4 кг/га (De a. Mandal, 1956 г.) в почве и до 3248 кг/га по опытам с водной культурой *Anabaena cylindrica*

(Allen, 1956 г.). В полевом мелкоделяночном опыте автор получил очень высокую прибавку урожая риса под влиянием *Aulosira fertilissima* — на 114.8%, а в вегетационном опыте — даже на 368%.

7-я и 8-я главы показывают примеры повышения плодородия почв под влиянием жизнедеятельности водорослей. Сингх применил своеобразный способ улучшения щелочных солончаковых почв — периодическое затопление водой для стимулирования роста водорослей. Получены интересные результаты: после роста водорослей pH почвы снизился с 9.5 до 7.6, содержание азота увеличилось на 47.2%, общего фосфора — на 116%, обменного кальция — на 39.5%; количество обменного натрия, наоборот, снизилось вдвое. После трехлетнего воздействия водорослей улучшенная почва дала урожай риса на 328.7% выше, чем контрольная. Излагаются данные автора о распространении синезеленых водорослей и на других почвах; отмечается большое значение *Cylindrospermum licheniforme*, который добавляет около 90 кг/га азота на полях сахарного тростника и кукурузы, а также разрастается на паровых полях и пастбищах. Специальными опытами Сингх показал защитную роль водорослей — предотвращение эрозии и сохранение почвенной влаги.

В этой же главе обсуждаются данные автора о развитии водорослей на скалах в различных горных массивах и роль водорослей в выветривании и первичном почвообразовании.

Глава 9-я — «Биологическая продуктивность внутренних вод» — содержит главным образом материалы о цветении воды в водоемах Индии; в связи с этим затронуты вопросы о токсичности и пищевой ценности синезеленых водорослей для рыб, о значении водорослей в рыбоводных и окислительных прудах; особый аспект этой темы — материалы об антималярийной (ларвицидной) роли синезеленых водорослей в водоемах. Представлены опыты автора по использованию массы водорослей «цветения» и прудового ила для удобрения рисовых полей.

В заключительной 10-й главе — «Роль синезеленых водорослей в природе» — Сингх, обобщая материалы монографии, приходит к выводу, что «в индийских почвах естественное восстановление плодородия почв (через фиксацию азота синезелеными) есть альгологический процесс, а не бактериальный» и что «синезеленые водоросли участвуют в решении трех проблем Индии — рис, рыба и малярия». Отмечая «поразительное игнорирование роли этих микроорганизмов со стороны агрономов и рыбоводов», Сингх считает главными задачами дальнейших исследований: лабораторные и полевые опыты по испытанию водорослей, массовые культуры азотфиксирующих форм и выделение лучших по азотфиксации штаммов синезеленых водорослей.

Некоторые положения автора недостаточно подтверждены экспериментально и содержат преувеличения; настораживают цифры исключительно высоких прибавок урожая от внесения водорослей, тем более что методика опытов изложена очень кратко. Однако в целом монография Сингха содержит много интересных материалов и будет очень полезной не только альгологам, но и агрономам в связи с развитием рисосеяния в нашей стране и развертыванием работ по использованию синезеленых водорослей.

Хочется подчеркнуть, что рецензируемая книга Сингха издана Индийским Советом сельскохозяйственных исследований. Это доказывает, что вопросы изучения и использования водорослей привлекают внимание широких кругов специалистов сельского хозяйства Индии.

Кировский
сельскохозяйственный институт.

(Получено 11 X 1965).

ИСТОРИЯ НАУКИ

УДК 92

ПАМЯТИ ЕВГЕНИЯ ПЕТРОВИЧА КОРОВИНА
(25 II 1891—1 XII 1963)

M. V. KULTIASOV. TO THE MEMORY OF YEVGENIY PETROVICH KOROVIN (25 II 1891—1 XII 1963)

1 декабря 1963 г. в Москве скончался известный ботанико-географ, выдающийся исследователь флоры и растительности Средней Азии Евгений Петрович Коровин — доктор биологических наук, профессор, академик Академии наук Узбекской ССР, заслуженный деятель науки Узбекской республики.

Евгений Петрович родился в Москве 25 февраля 1891 г., но с малых лет жил в Пензе, где его отец, Петр Иванович Коровин, известный художник-передвижник, был преподавателем Пензенского рисовального училища им. Селиверстова; директором училища был крупнейший художник Константин Аполлонович Савицкий. Коровины и Савицкие были дружны семьями. Дружеские отношения сохранились и в дальнейшем у их детей. Сын Савицких, Георгий Константинович, стал академиком Академии художеств СССР. Сын Коровиных, Сергей Петрович, страстный любитель природы, стал художником-ботаником и зоологом, а Евгений Петрович — известным ботанико-географом.

Евгений Петрович окончил в 1910 г. Первую пензенскую гимназию и поступил в Московский университет. В Пензенской гимназии, где учился молодой Коровин, преподавал природоведение известный ботаник Иван Иванович Спрыгин. Под влиянием Спрыгина и определилось дальнейшее направление научных интересов и всей деятельности Е. П. Коровина. Спрыгиным были организованы Пензенское общество любителей естествознания и Пензенский краеведческий музей; ему удалось собрать вокруг Общества и Музея интеллигенцию города, сюда же потянулась и молодежь, в том числе учащиеся Первой пензенской гимназии. Вскоре в Пензе начали издаваться «Труды» Общества, а в 1918 г. было положено начало организации Ботанического сада.

Научно-исследовательская работа И. И. Спрыгина была направлена на изучение растительного покрова Пензенской губернии, которое он завершил к концу своей жизни известной монографией.

Евгений Петрович Коровин, его старший брат Сергей и автор данной статьи, будучи учениками Спрыгина, работали в основанном им музее, участвовали в научных заседаниях Пензенского общества любителей естествознания, в краеведческих экскурсиях. Благодаря этому создалось постоянное, очень тесное общение с И. И. Спрыгиным, председателем Общества. Все это обогащало нас знаниями, возбуждало у молодежи любовь к природе, интерес к научным исследованиям, особенно зоологическим и ботаническим. Евгений Петрович, так же как и я, сначала был зоологом, но в дальнейшем под влиянием Спрыгина в нас все в большей степени утверждался интерес к ботанике. В 1913 г. Евгений Петрович и я, будучи студентами, были направлены Спрыгиным в качестве экскурсантов-ботаников в Черниговскую губернию. Осуществляя по заданию Спрыгина ботанические исследования, мы впервые встретились с известным ботанико-географом М. Г. Поповым. В том же году Е. П. в качестве ботаника-экскурсанта выехал в Туркестан для участия в почвенно-ботанических исследованиях, организованных Министерством земледелия в бассейнах рр. Аму-Дарьи и Сыр-Дарьи. Этими исследованиями руководил известный почвовед-докучаевец Н. А. Димо, а ботанические исследования производились Коровиным, М. Г. Поповым и мною под руководством Спрыгина. Руководство Спрыгина, воспитанника Казанской школы ботаников, не могло не сказаться на направлении наших научно-исследовательских работ и Е. П. уже в самом начале своей научной работы встал на путь экологических исследований. Экологическое направление стало основным в работах Е. П., что получило особенно яркое отражение в его ботанико-географических исследованиях в Средней Азии. На направление его дальнейших работ сильное влияние оказали также зоогеографические

исследования профессора Московского университета М. А. Мензбира и исследования в области эволюционной морфологии проф. А. Н. Северцова.

В 1916 г. выходит в свет первая работа Е. П. с описанием новых видов флоры Туркестана по материалам, собранным им за время экспедиционных исследований, продолжавшихся вплоть до 1917 г. Обработка материалов производилась в Москве, в Бюро почвенно-ботанических исследований.

В 1917 г. Е. П. окончил естественное отделение физико-математического факультета Московского государственного университета.

21 апреля 1918 г. по решению Совнаркома Туркестанской республики была начата организация Туркестанского народного университета. 7 сентября 1920 г. Ленин подписал декрет Совета Народных Комиссаров РСФСР об учреждении в Ташкенте Туркестанского государственного университета. В Ученый совет нового университета вошли профессора Н. А. Димо и И. И. Спрыгин и доценты Е. П. Коровин, М. Г. Попов и М. В. Культиасов.



В составе университета были организованы Институт почвоведения и геоботаники и Ботанический сад; в организации и в научно-исследовательской работе этих учреждений Е. П. принимал большое участие, ему принадлежит обработка огромных материалов по флоре и растительности Средней Азии, собранных университетскими экспедициями. Недостаточная изученность флоры Средней Азии обязывала ботаника-географа быть хорошим систематиком. Е. П. принадлежат превосходные систематические обработки по таким важнейшим семействам, как *Umbelliferae*, *Chenopodiaceae*, *Polygonaceae*, *Euphorbiaceae*, *Rutaceae*, *Tamaricaceae*. Е. П. при этом широко применял эколого-морфологический принцип, ярко выраженный в его критических обзорах по систематике родов *Scaligeria*, *Bunium*, *Ferula*, *Haplophyllum*, *Arthrophytum*, *Anabasis* и др. Но особенно следует отметить, как нечто исключительное по своему содержанию и графическому оформлению, его монографию рода *Ferula*; она иллюстрирована многочисленными таблицами-рисунков, талантливо выполненными братом Е. П. — художником Сергеем Петровичем Коровиным.

Е. П. Коровин составил ряд ботанико-географических очерков отдельных районов Средней Азии и Казахстана, последовательно проводя экологический подход в изучении растительного покрова, он осуществил углубленное изучение жизненных форм растений Средней Азии, ввел в науку понятие об эфемероидах.

Е. П. собрал, определил и описал открытые им и геологом П. М. Васильевским палеогеновые растительные остатки в районе озера Эр-Ойлан-Луз. Это исследование, в котором Коровин выступил как палеоэколог, дало новый документальный материал для интерпретации истории развития растительности Средней Азии, придало этой интерпретации эколого-историческую основу.

В 1934 г. Е. П. опубликовал монографию «Растительность Средней Азии и Южного Казахстана» с приложением карты растительности. В этом труде впервые за всю многолетнюю историю ботанико-географических исследований Туркестана был дан единый обобщающий обзор растительного покрова Средней Азии и Казахстана в целом на широкой экологической основе. В дальнейшем Евгений Петрович провел многочисленные исследования еще мало изученных районов Средней Азии и Южного Казахстана, в частности пустыни Бедпак-Дала, и опубликовал статьи по ботанико-географическому и эколого-историческому анализу растительного покрова Средней Азии. В ряде своих печатных работ Коровин проследил историю развития флоры Средней Азии; он предложил схему ботанико-географического районирования Средней Азии на эколого-исторической основе с выделением основных типов растительности.

Все эти важные отдельные темы требовали нового обобщения, и Е. П. сделал это, капитально переработав свою монографию 1934 года. Он не изменил ее названия «Растительность Средней Азии и Южного Казахстана», но содержание ее звучит по-иному, объем увеличился в два раза, монография стала двухтомной. Первый том вышел в 1961 г. и второй — в 1962 г. в издании Академии наук Узбекской ССР. В этой, в сущности новой монографии освещаются три взаимосвязанные проблемы: дается описание основных этапов исторического развития растительного покрова Средней Азии, описание Казахстана и обзор современного растительного покрова, и, наконец, рассматриваются закономерности распределения типов растительности и предлагается новое районирование. В монографии освещаются также вопросы рационального использования и реконструкции растительности, указываются наиболее важные полезные и культурные растения.

Е. П. Коровин вел большую преподавательскую работу. Он заведовал кафедрой высших растений и географии растений в Средне-Азиатском, позднее Ташкентском государственном университете. Им подготовлено большое число ученых, особенно узбеков, многие из которых стали видными научными работниками, деятелями научно-просветительных организаций или сами стали руководителями кафедр различных учебных заведений Узбекской республики, сотрудниками АН Узбекской ССР и готовят новые кадры ботаников для республики.

Е. П. Коровиным опубликовано около 200 статей, брошюр и монографий, не считая многочисленных заметок при эксикатах гербария, издаваемого Средне-Азиатским университетом.

Именем Е. П. Коровина назван род *Korovinia* из семейства зонтичных и ряд новых видов в составе разных родов и семейств.

За плодотворную научную, преподавательскую и общественную деятельность Е. П. Коровин был награжден двумя орденами Ленина и орденом Трудового Красного Знамени.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ СПИСОК РАБОТ Е. П. КОРОВИНА[1]

1950

О скороспелости хлопчатника. Тр. Среднеаз. гос. унив., нов. сер., XVIII. Биолог. науки, 7 : 29—70.

(Совместно с И. И. Гранитовым). Строительство Главного Туркменского канала и задачи науки. Ташкент, изд. САГУ : 1—34, 1 л. схем.

1951

Коровиния — *Korovinia* Nevski et Vved. В кн.: Флора СССР, 17 : 211—214.

Ойдибазис — *Oedibasis* K.-Pol. В кн.: Флора СССР, 17 : 203—208, 355.

(Совместно с А. Д. Пятаевой). Памяти М. М. Советкиной. Бот. журн., 36, 6 : 667—670, с портретом.

(Совместно с Ф. Джангуразовым). Памяти Г. П. Сумневича. Бот. журн., 36, 5 : 558—561.

Ферула — *Ferula* L. В кн.: Флора СССР, 17 : 62—142.

1952

(Рецензия). И. Г. Серебряков. Морфология вегетативных органов высших растений. Бот. журн., 38, 5 : 765—768.

(Рецензия). И. А. Титов. Взаимодействие растительных сообществ и условий среды. М., 1952. Сов. книга, 2 : 34—38.

1954

(Рецензия). Б. А. Быков. Геоботаника. Алма-Ата, 1953. Бот. журн., 39,5 : 778—783.

1955

(Совместно с И. Б. Наливкиным). К вопросу о координации научных исследований по хлопководству. Изв. АН УзССР, 12 : 37—42.

К истории отечественного хлопководства. Изв. АН УзССР, 1 : 23—31.

1956

Вместо предисловия. (В кн.: Результаты работ комплексной экспедиции САГУ в юго-западную Туркмению. Ч. I. Кюрен-Даг. Тр. Среднеаз. гос. унив., нов. сер., XXXVI, Биолог. науки, 23 : 3—8).

(Совместно с М. А. Худаинским и А. З. Зайчиковым). Итоги и перспективы работ по культуре чайного растения в Узбекской ССР. Тр. Главн. бот. сада АН СССР, 5 : 122—138.

(Рецензия). М. В. Культиасов. Ботаника. Ч. I. Анатомия и морфология растений. М., 1953. Бот. журн., 41, 5 : 721—722.

Новый третичный представитель семейства *Ebenaceae* в Средней Азии. Бот. журн., 41, 6 : 830—835, табл.

Оазисы в пустынной зоне (естественный растительный покров более или менее целиком заменен культурным). В кн.: Растит. покров СССР, 2, М.—Л., 1956 : 848—858.

Основные направления акклиматизации чайного растения в Средней Азии и ориентировочная характеристика мест его возможной культуры. Тр. Главн. бот. сада АН СССР, 5 : 79—90,

(Рецензия). 1) Геоботаническая карта СССР и пояснительный текст к ней. 2) Растительный покров СССР, тт. 1 и 2. Бюлл. МОИП, 63, отд. биолог., 2 : 159—161.

[1] Перечень работ Е. П. Коровина, вышедших в свет до 1950 г., помещен в словаре С. Ю. Липшица «Русские ботаники. Ботаники России—СССР», т. 4. Помещаемый здесь дополнительный список также составлен С. Ю. Липшицем.

1957

(Совместно с И. В. Герасимовым). (Рецензия). Н. А. Аврорин. Переселение растений на полярный север. М.—Л., 1956. Бот. журн. 42, 10 : 1519—1523.
(Выступление на Совещании по теории и методам акклиматизации растений). Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 6, 5 : 163—164.
Итоги и ближайшие задачи изучения флоры и растительности. Изв. АН УзССР, сер. биолог. наук, 4 : 21—26.

1958

Биологические формы и потребность в воде растительных видов аридной зоны. Тр. Среднеаз. гос. унив., 136, Биолог. науки. 32 : 79—96.
Исторический очерк развития растительности Средней Азии. В кн.: Средняя Азия, М. : 277—294.
Николай Алексеевич Северцов в Средней Азии. В кн.: Н. А. Северцов. Сборник документов. Ташкент : 5—20, с портр.
Общие закономерности распределения растительности. В кн.: Средняя Азия, М : 294—200.
(Совместно с Л. Е. Родиным и Н. И. Рубцовым). Типы растительности. В кн.: Средняя Азия, М. : 300—351.
Творческий путь выдающегося исследователя Средней Азии Михаила Григорьевича Попова. 1893—1955. Тр. Среднеаз. гос. унив., 136. Биолог. науки. 32 : 7—20, с портр.
Фитогеографические районы. В кн.: Средняя Азия, М. : 351—361, с илл. и карт.

1959

(Рецензия). В. В. Никитин. Сорная растительность Туркмении. Ашхабад, 1957, Узбекск. биолог. журн., 4 : 76—78.
Новый вид рода Ферула (*Ferula juniperina* Korov.) Бот. матер. Герб. Бот. инст. АН СССР, 19 : 338—341.
Сем. *Umbelliferae* — Зонтичные. В кн.: Флора Узбекистана, IV, Ташкент : 257—470, 490 (здесь латинские диагнозы).

1960

(Рецензия). Л. Н. Соболев. Кормовые ресурсы Казахстана. М., 1960. Вестн. АН СССР, 3 : 134—137.
Типы пустынь Средней Азии в аспекте их сельскохозяйственного освоения. В кн.: Пастбища Узбекистана. Ташкент : 7—10.

1961—1962

Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. Изд. 2-е, доп. и переработ. Кн. 1—2. Ташкент, Изд. АН УзССР, 1961—1962, кн. 1, 1961 : 1—452, с илл. и карт., кн. 2, 1962 : 1—547, с илл. и карт.

1962

Новые роды и виды из семейства зонтичных флоры Казахстана. Тр. Инст. бот. АН КазССР, 13 : 242—262.

1963

Сем. Зонтичные — *Umbelliferae* Moris. В кн.: Флора Казахстана. VI, Алма-Ата : 258—428, 431—432.
(Рецензия). В. М. Свешникова. Водный режим растений и почв высокогорных пустынь Памира (Душанбе). 1962. Бот. журн., 49, 8 : 1227—1229.

1964

Новые виды рода *Ferula* L. из Памиро-Алмая. В кн.: Новости систематики растений. М.—Л., 1954 : 246—251.

М. В. Культиасов.

Главный ботанический сад
Академии наук СССР,
Москва.

(Получено 30 VI 1964).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92

ДМИТРИЙ КОНСТАНТИНОВИЧ ЗЕРОВ

(к 70-летию со дня рождения)

G. I. BILYK AND A. F. BACZURINA. DMITRIY KONSTANTINOVICH ZEROV (TO HIS 70-TH BIRTHDAY)

В октябре 1965 г. в Киеве было отмечено 70-летие со дня рождения и 45-летие научной, научно-общественной и педагогической деятельности одного из выдающихся ботаников нашей страны, ведущего ботаника Украины Дмитрия Константиновича Зерова — доктора биологических наук, профессора, академика АН УССР, заслуженного деятеля науки Украинской ССР.

Д. К. Зеров родился 20 сентября 1895 г. в г. Зенькове Полтавской губ., в семье учителя. После окончания гимназии, в 1914 г. он поступил на Естественное отделение Физико-математического факультета Киевского университета. В университете Зеров с большим увлечением приступил к изучению флоры Украины и систематики растений; благотворное влияние на формирование его научных интересов оказали профессора университета виднейшие ботаники С. Г. Навашин и А. В. Фомин.

Будучи еще студентом, Зеров приступил к изучению мало разведанной тогда флоры сфагновых мхов Украины. По окончании университета он участвовал в многочисленных экспедициях, экскурсиях в различные районы республики и в результате обработки и анализа собранных им больших материалов опубликовал ряд статей о сфагновых мхах, а также о новых и редких для Украины видах настоящих мхов (1924, 1925 гг.). Одновременно Зеров интересуется флорой высших растений и уже в своих ранних работах (1924, 1926 гг.) обнаруживает хорошее знакомство с флорой цветковых растений Украины.

Работа Д. К. Зерова «Торфові мохи України» (1928 г.) явилась итогом первого этапа изучения сфагновых мхов республики, основанного на пересмотре и анализе обширных опубликованных и неопубликованных материалов. В ней автор критикует представления Варнсторфа об амплитуде изменчивости отдельных видов сфагнов и рассматривает ее в связи с изменением условий среды. Поставленный в этой работе вопрос об истории расселения сфагнов на территории Украины, в частности в ее лесостепной и степной зонах, получил развитие во многих более поздних работах Зерова, а также его учеников.

В 1935 г. вышел в свет составленный Зеровым определитель сфагновых мхов Украины. Дальнейшие его исследования обогатили флористику новыми сведениями о сфагновых и других мхах Украины. Повседневно расширяя и углубляя исследования в этом направлении, в 1948 г. Зеров опубликовал новые данные, явившиеся критическим пересмотром материалов предыдущих исследований и дополнением к ним. Помимо работы над сфагновыми мхами Украины, немалое внимание он уделил изучению мхов из других районов Советского Союза. В результате экспедиционных исследований на Кавказе, Южном Урале, в Башкирском Приуралье, на Алтае и в других районах им были собраны интересные материалы, на основе которых опубликованы работы о сфагновых мхах Уссурийского края (1933 г.), Кавказа (1935 г.) и др.

В своих работах Д. К. Зеров, не ограничиваясь вопросами флористики, изучением систематики, а также морфологии сфагнов, разрабатывает вопросы исторической географии растений. Работы Зерова по исследованию сфагновых мхов характеризуют его как одного из крупнейших специалистов по этой группе растений.

Большое внимание Зеров уделил также всестороннему изучению печеночных мхов; в 1939 г. вышел из печати составленный им определитель печеночных мхов УССР. Результаты исследований печеночников изложены в ряде послевоенных работ. Им обнаружен на Украине новый для флоры СССР средиземноморский вид *Oxymitra paleacea* Bisch. (1951 г.); он привел три новых для флоры Советского Союза вида печеночников Приморского Края (1953 г.), исследовал род *Jubula* в составе флоры СССР (1953 г.),

изучил распространение ксеротермофильных печеночников на территории УССР (1955 г.), печеночные мхи степных заповедников Украины (1956 г.), печеночные мхи Крыма (1958 г.) и в одной из работ последних лет (1961 г.) сообщил о новом для СССР виде — *Riccia pseudopapillosa* Levier. Многолетние исследования по изучению мохообразных подытожены Д. К. Зеровым в его монографии «Флора печіночних і сфагнових мохів України» (1964 г.). В 1965 г. он опубликовал сообщение о двух новых для флоры СССР родах печеночников из Советского Дальнего Востока — *Metacalypogeia* (Hatt.) Inoue и *Brachiolejeunea* Spruce.

Наряду с изучением сфагновых и печеночных мхов Зеров проводил на протяжении многих лет всесторонние исследования украинских болот — их растительного покрова, стратиграфии и истории развития. Результаты исследований опубликованы им в ряде работ (1928—1938 гг.) и обобщены в капитальной монографии «Болота УРСР, рослинність і стратиграфія» (1938 г.). В ней дана характеристика основных установленных автором геоморфологических типов болот республики; наряду с олиготрофными и эвтрофными болотами в качестве характерного для лесостепных районов выделен Зеровым особый тип болот — алкалитрофный; дана классификация растительности с описанием характерных, а также редких для украинских болот ценозов. На основе анализа большого материала полевых и лабораторных исследований разработана классификация торфов, в которой выделено для Украины около 65 видов торфа, и классификация торфяных отложений, на основе строения которых освещена история развития болот. Д. К. Зеров дал убедительное объяснение отсутствию пограничного горизонта в олиготрофных болотах Украины. Проведенные им исследования болот были подчинены интересам народного хозяйства: они находились в тесной связи с работами Северной краевой мелиоративной организации УССР, координировались с тематикой Украинского института торфа, а также и других организаций и учреждений республики.

Ведущая роль в изучении истории флоры и растительности Украины на основе метода спорово-пыльцевого анализа по праву принадлежит Зерову. Им написаны первые на Украине работы, посвященные этому вопросу: «Стратиграфія торфовищ України як одно з джерел до четвертинної історії її рослинності та клімату» (1933 г.), «Час та умови развитку сфагнових боліт північно-західної України» (1934 г.). В ряде последующих работ Зерова освещены особенности стратиграфии сфагновых болот вторых (боровых) террас системы р. Днепра (1936 г.). Истории растительности и климата посвященны также работы — «Учение о ксеротермических периодах в ботанической географии» (1946 г.), «Основные черты послеледниковой истории растительности Украинской ССР» (1950 г.), «Нарис розвитку рослинності на території УРС у четвертинному періоді на основі палеоботанічних досліджень» (1952 г.), «История растительности Украины со времени максимального оледенения по данным спорово-пыльцевого анализа» (1961 г.). В этих работах дана последовательная принципиальная критика Зеровым механического перенесения схемы послеледниковой истории развития климата Блитта—Сернандера на условия Украины и смежных территорий. В работе о ксеротермических периодах он убедительно доказал несостоятельность учения о ксеротермическом суббореальном периоде. Всесторонне изучая изменения климата в Северной, Восточной и Средней Европе на основе палеоботанических и палеозоологических данных, Зеров синхронизировал распространение ксерофильной растительности в позднем квартере с последним оледенением и ранним послеледниковым временем. Большую роль в изучении истории развития растительности на территории Украины сыграли проведенные им исследования ископаемых межледниковых торфяников в районе Среднего Днепра — в окрестностях г. Канева (1933 г.) и нижнего течения Припяти, возле с. Семиходы (1947 г.).

Всесторонние, глубокие познания в области систематики низших растений и архегониат, а также чтение курсов по систематике и филогении растений на протяжении десятилетий в Киевском университете позволили Д. К. Зерову сделать многие обобщения и создать оригинальную филогенетическую схему происхождения и развития архегониат. Тем самым он внес ценный вклад в разработку вопросов филогении растительного мира и, в частности, мохообразных. Из опубликованных по этому вопросу трудов следует отметить такие его работы, как «Проблема происхождения архегониатных растений» (1945 г.), «Філогенія мохоподібних і їх місце в системі рослинного світу» (1951 г.). и «Современное состояние вопроса филогении печеночных мхов» (1964 г.); тезисы его доклада «Проблема филогении мохообразных» опубликованы в трудах X Международного ботанического конгресса. В своих работах об архегониатных растениях Зеров исходит из воззрения, согласно которому эти растения происходят от ныне вымершей группы равножгутиковых зеленых водорослей, которым были присущи многоклеточные гаметангии и разный тип чередования поколений. Зеров допускает возникновение мохообразных из водорослей, имевших антитетическую смену поколений, спорофит которых не был никогда самостоятельным растением, а служил лишь спороносным органом, развившимся в результате полового процесса. Считая класс печеночников более примитивным, чем класс мхов Зеров допускает, что эволюция в классе печеночников осуществлялась от простых слоевищных форм к более сложным слоевищным, а также к листостебельным формам.

Д. К. Зеров — один из лучших знатоков истории ботанической науки на Украине; он написал ряд очерков по истории Института ботаники АН УССР (1948 г.; совместно с Я. С. Модилевским, 1956 г.) и несколько работ о развитии ботаники на Украине (1947, 1957 гг.), об итогах изучения споровых растений и о развитии работ по истории флоры и палеоботаники в УССР за 40 лет и др. В них всесторонне освещено развитие ботанической науки в Украинской ССР, в частности в системе Академии наук и Киевском университете, намечены важнейшие проблемы развития ботанической науки на Украине.

Перу Д. К. Зерова принадлежит 75 работ в области бриологии, болотоведения, истории флоры и растительности, филогении растений и др.

Зеров ведет большую научно-организационную работу: он — один из основателей Института ботаники АН УССР; с 1931 по 1946 год он руководил Лабораторией бриологии этого института, в 1946 г. был назначен заместителем директора по научной работе, затем директором института и в этой должности работал до середины 1963 г. Возглавляемый им Институт ботаники за это время развился в ведущий центр ботанической науки Украинской ССР. Д. К. Зеров подготовил кадры для созданного в Институте ботаники в 1963 г. отдела истории флоры и палеоботаники, который под его руководством разрабатывает сейчас актуальные вопросы истории флоры и растительности Украины.

Широко известна и научно-общественная деятельность Зерова. На протяжении многих лет он возглавляет Украинское ботаническое общество, является также членом президиума Всесоюзного ботанического общества; в 1963 г. он был избран почетным членом ВБО. Он возглавляет также Научный совет по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительно мира» при Академии наук УССР и является членом Всесоюзного Совета по этой проблеме. Д. К. Зеров возглавляет с 1946 г. редакционную коллегию «Украинского ботанического журнала», а также редколлегию «Флоры УССР» — с III (1950 г.) по XII (1965 г.) том. Под его редакцией вышли в свет многие монографические работы, в настоящее время готовится к изданию многотомный определитель грибов Украины.

Одновременно с большой научной, научно-организаторской и научно-общественной деятельностью Д. К. Зеров с 1920 и до 1957 г. проводил педагогическую работу в Киевском государственном университете, возглавляя с 1933 г. кафедру низших растений. За эти годы он воспитал сотни специалистов-ботаников; много внимания уделял он подготовке студентов к научно-исследовательской работе, руководя научными студенческими кружками, принимал участие в подготовке научных ботанических кадров, руководя аспирантами, а также проводя многочисленные консультации. Немало его учеников работает в Институте ботаники АН УССР и в ряде научно-исследовательских учреждений и учебных заведений Украинской ССР и других республик.

В 1936 г. Д. К. Зерову присвоено ученое звание профессора ботанических наук; в 1937 г. он защитил диссертацию на ученую степень доктора биологических наук; в 1939 г. Зеров избирается членом-корреспондентом, а в 1938 г. — действительным членом Академии наук Украинской ССР. За выдающиеся заслуги в развитии науки и за многолетнюю педагогическую деятельность советское правительство наградило его в 1954 г. орденом Ленина, а в 1965 г. Президиум Верховного Совета УССР присвоил ему почетное звание заслуженного деятеля науки Украинской ССР.

Д. К. Зеров снискал всеобщее глубокое уважение как принципиальный ученый, обладающий широкой ботанической и общенаучной эрудицией, прекрасной памятью, огромным опытом и неиссякаемой энергией, он скромный, отзывчивый человек. Все эти замечательные качества, плодотворная научная и научно-общественная деятельность Дмитрия Константиновича являются достойным примером для молодых ботаников. Пожелаем ему здоровья и больших успехов в развитии ботанической науки.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ СПИСОК РАБОТ Д. К. ЗЕРОВА[1]

1949

Раздел «Рослинність» в кн.: Нарис економічної географії УРСР, т. I, Киев : 156—174.

1950

Основные черты послеледниковой истории растительности Украинской ССР. Тр. конфер. по спорово-пыльцевому анализу 1948 г., М. : 43—61.

1951

Нові посібники по спорово-пилковому аналізу. Бот. журн. АН УССР, VIII, 1, 1 : 99—102.

[1] Работы, опубликованные после выхода в свет III тома словаря С. Ю. Липшица «Русские ботаники. Ботаники России — СССР».

(Рец.) Ган'спен і Е. Буро. Нові систематичні міркування з приводу *Sarcopus aberrans* Gagn. Бот. журн. АН УССР, VIII, 2 : 98—99.
Знахідка Середземноморського печіночника *Oxymitra paleacea* Bisch. в околицях Канева. Бот. журн. АН УССР, VIII, 3 : 80—81.
Філогенія мохоподібних і їх місце в системі рослинного світу. Бот. журн. АН УССР, VIII, 4 : 3—14.

1952

(Рец.) Л. И. Курсанов, Н. А. Комарницький и др. Ботаника для педагогических институтов и университетов, т. II. Систематика растений. Бот. журн. АН УССР, IX, 3 : 95—97.
Нарис розвитку рослинності на території Укр. РСР у четвертинному періоді на основі палеоботанічних досліджень. Бот. журн. АН УРСР, IX, 4 : 5—19.

1953

Три нові для флори СРСР види печіночників з Приморського краю. Бот. журн. АН УССР, X, 1 : 101—105.
Рід *Jubula* Dum. у флорі СРСР. Бот. журн. АН УССР, X, 3 : 85—90.

1954

Африкан Миколайович Криштофович (некролог). Бот. журн. АН УССР, XI, 2 : 92—97.
Porella ulophylla (Steph.) D. Zerov comb. nova у флорі СРСР, Бот. журн. АН УССР XI, 4 : 70—72.

1955

Основні напрямки розвитку рослинного світу. Бот. журн. АН УССР, XII, 2 : 3—18.
Про поширення ксеротермофільних печіночників на території Української РСР. Бот. журн. АН УССР, XII, 3 : 91—96.

1956

Двадцятип'ятиріччя Інституту ботаніки Академії наук Української РСР. Укр. бот. журн., XIII, 1 : 6—14.
Мохи степових заповідників Академії наук УРСР. Укр. бот. журн., XIII, 2 : 78—84 (совместно с А. Ф. Бачуриной).

1957

О засухоустойчивости некоторых печеночников. Тез. докл. съезда Всесоюзн. бот. общ. (май 1957 г.), вып. V. Споровые растения. Л. : 76—77.
Розвиток робіт по історії флори і палеоботаніці в Українській РСР за 40 років (1917—1957). Укр. бот. журн., XIV, 3 : 36—41.
Іван Федорович Шмальгаузен (до 60-річчя виходу в світ «Флоры Средней и Южной России, Крыма и Северного Кавказа», Укр. бот. журн., XIV, 4 : 92—99 (совместно с Н. А. Щекиной).
Розвиток ботаніки на Україні після Великої Жовтневої соціалістичної революції В сб.: Розвиток науки в Українській РСР за 40 років. Киев : 324—339.

1958

Печіночники Криму. Укр. бот. журн., XV, 1 : 78—87.

1959

Ілля Григорович Борщов. Укр. бот. журн., XVI, 3 : 87—93 (совместно с И. П. Белоконем).

1960

Пам'яті Петра Федоровича Оксіюка. Укр. бот. журн., XVII, 4 : 89—92 (совместно с Я. С. Модилевським).
Про знахідку відбитків зернівок ячменю на фрагментах глиняного посуду з неолітичного поселення в околицях с. Чапаївки Киево-Святошинського р-ну Київської області. Укр. бот. журн., XVII, 5 : 101—102 (совместно с А. Н. Окснером и Д. Я. Телегиным).

1961

История растительности Украины со времени максимального оледенения по данным спорово-пыльцевого анализа. Четвертичный период, 13—15 : 300—325 (совместно с А. Т. Артющенко).
Новий для флори СРСР вид р. *Riccia* — *Riccia pseudopapillosa* Levier. Укр. бот. журн., XVIII, 3 : 73—77.

1962

Перспективи розвитку наукових досліджень по вивченню флори і рослинності на Україні у найближчі роки. Укр. бот. журн., XIX, 3 : 3—9.

1963

Хвощ великий *Equisetum majus* Gars. та хвощ строкатий *Equisetum variegatum* Schleich. в околицях Киева. Укр. бот. журн., XX, 6 : 74—80.

1964

Флора печіночних і сфагнових мохів України. Изд. «Наукова думка», Киев : 1—335.
Problems of the Phylogeny of Liverworts. Tenth International Botanical Congress. Abstracts of Papers, Edinburg : 512.
Современное состояние вопроса филогении печеночных мхов. Программа и тезисы докладов научной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения профессора Н. И. Кузнецова. Тарту : 35—37.

1965

Два нові для флори СРСР роди печіночників — *Metacalycogeia* (Hatt.) Inoue і *Brachiolejeunea* Spruce з Радянського Далекого Сходу. Укр. бот. журн., XXII, 1 : 78—82.

1966

Вопросы филогении печеночников (*Hepaticopsida*). Бот. журн. 51, 1.

СПИСОК ОСНОВНЫХ КНИГ, ВЫШЕДШИХ ПОД РЕДАКЦИЕЙ Д. К. ЗЕРОВА

В. В. Альохін. Географія рослин. Изд. «Радяньска школа», Киев, 1952.
Флора УРСР, Изд. Академии наук УССР, т. III, 1950; т. IV, 1952; т. V, 1953; т. VI, 1954; т. VII, 1955; т. VIII, 1957; т. IX, 1960; т. X 1961; т. XI, 1962; т. XII, 1965.
А. М. Окснер. Флора лишайників України. Изд. АН УРСР, Киев, 1956.
Російсько-український словник ботанічної термінології і номенклатури. Изд. АН УССР, Киев, 1962.

Г. И. Билык и *А. Ф. Бачурина.*

Институт ботаники
Академии наук Украинской ССР,
Киев.

(Получено 10 II 1966).

УДК 92

К СЕМИДЕСЯТИЛЕТИЮ НИКОЛАЯ ЯКОВЛЕВИЧА КАЦА

M. I. NEUSTADT. FOR THE 70 th BIRTHDAY OF NICOLAI JAKOVLEVICH KATZ

31 марта 1965 г. в Институте географии АН СССР состоялось совместное заседание Московского общества испытателей природы, Всесоюзного общества почвоведов и Московского филиала Географического общества СССР, посвященное 70-летию со дня рождения профессора, доктора биологических наук Николая Яковлевича Каца. Приветствовать юбиляра и послушать два его доклада «Об оледенениях, распространении растений и торфяников и о палеоклиматах» и «О торфяниках Южного полушария» пришло много его друзей, товарищей и учеников.

Николай Яковлевич Кац родился 27 августа 1894 г. в семье земского врача Якова Юрьевича Каца в деревне Огарево Богородицкого уезда Тульской губернии. После окончания в 1913 г. в Москве частной мужской гимназии П. Н. Страхова Н. Я. в том же году поступил на физико-математический факультет Московского университета, который окончил в 1918 г. по специальности «ботаника». Н. Я. Кац был оставлен проф. М. И. Голенкиным на кафедре высших растений в качестве ассистента. Впоследствии он был избран профессором кафедры геоботаники и вел большую педагогическую работу. 35 лет жизни Н. Я. отдал Московскому университету, где читал лекции и вел занятия по курсам общей ботаники, морфологии и систематики растений, ботанической географии, экологии растений, геоботанике, болотоведению и бриологии. Н. Я. воспитал много учеников, работающих сейчас в научных институтах, некоторые из них занимают должности профессоров в высших учебных заведениях.

В 1953 и 1954 гг. Н. Я. заведовал кафедрой ботаники и кормопроизводства в Смоленском зооветеринарном институте, после чего вышел на пенсию.

Научные интересы Н. Я. определились его первыми экспедициями. С 1917 по 1920 гг. он проводил исследования болот Московской, Владимирской и Ивановской областей, а в 1922 г. были опубликованы его первые научные работы, посвященные болотам: «Материалы к геоботаническим исследованиям болот Иваново-Вознесенский губернии»; «Материалы по экологии мхов и цветковых растений болот Иваново-Вознесенской губернии»; «Отчет об исследовании болот Богородского уезда Московской губернии».

С тех пор Н. Я. начал тщательное систематическое изучение болот, этих своеобразных и слабо еще изученных ландшафтов нашей страны. Он уделяет внимание болотам

не только европейской части СССР, но и Западной Сибири, а затем и Дальнего Востока. Широкое знакомство с разнообразием болотных ландшафтов и их изменениями на огромной территории привело Н. Я. к выводу о зависимости характера болот от физико-географических условий. В связи с этим определилось и основное направление работ Н. Я. в болотоведении — регионально-типологическое. Уже в 1928 г. вышла первая большая работа Н. Я. на эту тему «О типах олиготрофных сфагновых болот европейской части России и их широтной и меридиональной зональности». Вслед затем он публикует аналогичную работу по болотам Западной Сибири, а затем и по всей азиатской части СССР с опытом их районирования. Одновременно Н. Я. публикует ряд работ по болотам отдельных регионов и тщательно изучает иностранную литературу по болотам зарубежных стран.

Громадная эрудиция Н. Я. в вопросах болотоведения, огромный накопленный им материал и большой педагогический опыт позволили ему сделать новый большой шаг вперед, создать две крупных монографии, синтезирующие и критически обобщающие накопленный до того времени исследовательский материал о болотах: «Болота и торфяники (пособие для университетов)» и «Типы болот СССР и Западной Европы и их географическое распространение». Обе эти монографии являются выдающимся вкладом в науку о болотах. Ни один болотовед, ни один геоботаник или географ не могут обойтись без этих книг, которые стали настольными для каждого исследователя, изучающего растительность и болота нашей страны и зарубежных территорий.

Пособие для университетов содержит огромный фактический материал по болотам (преимущественно СССР). В нем рассматриваются задачи науки о болотах, образование болот, их флора и растительность, торф и строение торфяников, физико-географические условия распространения болот, типы болот, их географическое распространение, история растительности в голоцене и т. д. По сути дела — это справочник по болотам, пользование которым весьма удобно, так как весь материал, изложенный в нем четко и ясно, разбит более чем на 150 отдельных вопросов.

Особую ценность представляет монография Н. Я. о типах болот СССР и Западной Европы. Весьма удачно обобщив материалы по ландшафтно-физиономическим признакам болот, Н. Я. выделил на указанной выше территории 8 болотных зон и 92 болотных провинции. Это районирование по своей дробности и тщательности не имеет и до сих пор равных себе ни в нашей, ни в зарубежной литературе. Районирование болот, проведенное, например, для Европы Бюловым не может идти ни в какое сравнение с исследованием Н. Я. Каца. В СССР имеются различные схемы торфяно-болотного районирования, разработанные другими исследователями, однако Н. Я. шел в этом отношении своим путем. Наибольший интерес представляет заключительная глава, трактующая общие закономерности распределения болот. Рассматривая явления широтной и меридиональной зональности болот, Н. Я. установил большую евразийскую, малую сибирскую и малую европейско-западносибирскую двухсторонние симметрии в распределении болот, показал широтное смещение болотных зон болотных типов по направлению от европейской части СССР к Западной Сибири и Восточной Сибири. Так, например, схематизируя, бугристые болота на западе Евразии можно считать в основном «тундровым типом», а в Западной и особенно в Центральной Сибири — «лесотундровым» и даже «лесным» типом. Выпуклые же болота — наоборот. Здесь же рассматриваются явления бореализации болотных типов, географические черты болотообразования и торфообразования, а также типологии выпуклых болот. Вся эта заключительная часть книги читается с большим интересом.

В последние годы Н. Я. публикует ряд работ по болотам Северной Америки, а на торжественном заседании в день юбилея был заслушан его доклад о торфяниках Южного полушария. Н. Я. произвел научный типологический обзор болот всего земного шара, разработал их районирование и внес тем самым неоценимый вклад в болотоведение и ботаническую географию. Всего Н. Я. опубликовано по вопросам болотоведения 54 исследования.

Работы, указанные выше, выдвинули Н. Я. Каца в ряды первых болотоведов мира. Это нашло свое выражение также в единодушном избрании Н. Я. председателем болотной комиссии Всесоюзного общества почвоведов, бессменным председателем которой он состоял в течение многих лет.

В последующем Н. Я. постепенно переходит на изучение палеогеографии плейстоцена и голоцена, которое также тесно связано с изучением межледниковых и голоценовых торфяников.

Насколько широки палеогеографические проблемы, интересовавшие Н. Я., можно проиллюстрировать заглавиями его работ: «О климате ледниковых эпох в связи с вопросом развития оледенений»; «О центрах консервации, времени и условиях расселения некоторых широколиственных пород в европейской части СССР в валдайскую и послевалдайскую эпохи»; «О лесных ландшафтах поздне- и послеледникового времени»; «О флоре и растительности плиоцена нижней Камы»; «Сравнительный анализ развития растительности межледниковий днепровско-валдайской и послевалдайской эпох».

Новая отрасль исследований увлекла Н. Я. Довольно многочисленные опубликованные им работы внесли большой вклад в развитие палеогеографии четвертичного периода. Как правило, это оригинальные исследования, ставящие на основе большого фактического материала новые вопросы, новые методические разработки. Большой заслугой Н. Я. является внедрение в практику исследований четвертичных отложений карпологического метода и применения его совместно с палинологическим методом. Исследования по плодам и семенам в отложениях межледниковий и голоцена приводятся им, как и некоторые другие, в содружестве с женой, постоянным его помощником и другом, Софьей Васильевной Кац.

Сотни прекрасных, ювелирно выполненных рисунков сделаны руками Софьи Васильевны. К работам этого направления следует отнести ряд статей и атласов. В частности, в настоящее время вышел из печати большой атлас, содержащий описание и рисунки семян и плодов около 1000 видов растений. Всего по вопросам палинологии и палеогеографии четвертичного периода Н. Я. опубликовано 34 исследования. Своими работами в области палеогеографии Н. Я. заслужил авторитет одного из виднейших палеоботаников-четвертичников.

Вместе с тем Н. Я. хорошо известен и как ботаник-фитоценолог. Ряд интересных работ посвящен им различным проблемам фитоценологии. Можно упомянуть такие его работы, как например: «Об основных проблемах и новом направлении в фитоценологии»; «О фитоценозах Кавказского заповедника в свете комбинативных свойств видов»; «Фитоценоз и вид» и ряд других. Общее число работ, опубликованных Н. Я. Кацем около 115.

Н. Я. полевой работник, большинство сезонов проводивший в поле, он был участником или руководителем более чем 30 экспедиций, да и сейчас много времени уделяет полевым исследованиям.

Трудную специальность избрал себе Н. Я. Болота — это не леса, не луга и не степи. Только тот, кто когда-нибудь провел полевой сезон в болотах, постоянно в воде, без всяких дорог, в окружении комаров и гнуса, рискуя порой жизнью, может понять трудности этой специальности.

Здесь ничего не сказано о многих других его работах, например по болотам севера Западной Сибири, в районах Салехарда, Нового Порта, Игарки, Дудинки и других, о геоботаническом обследовании лесов некоторых районов Кавказа, исследованиях прибрежных болот Белого моря и др.

Хотелось бы отметить исключительное трудолюбие Н. Я., его целеустремленность в работе, тщательность обработки материалов, полную достоверность каждого факта. Многие его статьи являются образцом того, как надо писать научные работы.

Последние годы Н. Я. находится на пенсии, но продолжает свои научные исследования, ведет большую общественно-научную работу, дает ценные консультации, выступает с докладами. За эти 10 лет им опубликовано 40 работ, это в основном палеогеографические исследования.

Н. Я. может служить примером неутомимого исследователя, беспрерывно расширяющего свои знания и передающего их молодому поколению; привлекают его хорошие личные качества, он всегда готов помочь своими знаниями, советом, консультацией.

1950 [1]

Рецензия: С. Н. Тюремнов. Торфяные месторождения и их разведка. Почвоведение, 5.

1951

К послеледниковой истории широколиственных пород в европейской части СССР. ДАН СССР, 81, 1.

1952

К истории позднечетвертичной флоры и климата севера СССР. Матер. по четвертичному периоду СССР, 3.

К истории лесов Прибалтики в поздне- и послевалдайское время. ДАН СССР, 84, 3.

О ледниковых убежищах и расселении широколиственных пород на восточно-европейской равнине в послевалдайское время. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 57, 6.

(Совместно с Е. Н. Покрасс). Связь болотообразования с условиями развития рельефа и неотектоникой Барабы. ДАН СССР, 87, 2.

1953

(Совместно с С. В. Кац). Палеоэкология и хронология расселения ели в Европе в послевалдайское время. ДАН СССР, 90, 4.

[1] Работы, опубликованные после выхода в свет III тома словаря С. Ю. Липшица «Русские ботаники. Ботаники России — СССР».

Типы пыльцевых диаграмм днепровско-валдайской межледниковой эпохи. Тезисы докладов. Спорово-пыльцевая конференция. Л.

(Совместно с Е. П. Покрасс). Болотообразование в связи с условиями развития рельефа и новейшими тектоническими движениями в Барабинской низменности. Изв. АН СССР, сер. географ., 5.

1955

О лесных ландшафтах поздне- и послеледникового времени. В сб.: Памяти акад. Л. С. Берга.

О работе И. Н. Скрынниковой: «К вопросу об истории исследования, принципах классификации и систематики болотных почв СССР». Почвоведение, 3.

О центрах консервации, времени и условиях расселения некоторых широколиственных пород в европейской части СССР в валдайскую и послевалдайскую эпоху. Тр. комисс по изуч. четвертичного периода, 12.

Развитие лессов и климат в среднем и позднем плейстоцене и голоцене. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 60, 3.

Выступление по докладу В. П. Гричука. Тр. комисс. по изучен. четвертичного периода, 12.

1956

О *Dulichium spathaceum* Pers. и других термофильных видах последней межледниковой эпохи. Бот. журн., 41, 10.

Рецензия: Н. П. Пьявченко. «Бугристые торфяники». Бюлл. МОИП, отд. биолог., 61/3.

Деятельность Болотной комиссии Всесоюзного общества почвоведов. Почвоведение. 6.

О межледниковых отложениях микулинского века у с. Коренево Московской области. Почвоведение, 9.

Новые данные о межледниковых отложениях у Новых Немыкар Смоленской обл. Изв. АН СССР, сер. географ., 2.

1957

О границах торфяно-болотных почв, о растительных ареалах и их формировании в связи с климатом и геологической историей. Почвоведение, 5.

Геологический памятник рисс-вюрмского времени с исчезнувшими в Европе растениями — обнажение у Коренева Московской обл. Одесский гос. унив., Сессия, посвящ. 100-летию со дня рождения Г. И. Танфильева. Одесса.

Параллелизм климатических и биологических явлений. Одесский гос. унив., Сессия, посвящ. 100-летию со дня рождения Г. И. Танфильева. Одесса.

(Совместно с С. В. Кац). Новые данные по флоре четвертичного периода и ее изменения во времени. Всесоюзн. совещ. по изуч. четвертичн. периода 16—27 мая 1957 г. М.

Сравнительный анализ развития растительности межледниковой днепровско-валдайской и послевалдайской эпох. Тр. комисс. по изуч. четвертичн. периода, 13.

К вопросу о взаимоотношениях между растениями. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 62, 4.

Сфагновые мхи и региональные типы выпуклых болот. Тез. докл. на делегатск. съезде Всесоюзн. бот. общ. в мае 1957 г. Л.

(Совместно с С. В. Кац и И. Н. Саловым). Рисс-вюрмские (микулинские) межледниковые отложения у д. Рясна Понизовского района Смоленской обл. Бюлл. МОИП, отд. геолог.. 32, 2.

1958

О типах болот и их размещении в холодной и умеренной зонах северного полушария. Почвоведение, 6.

О типах болот и закономерности их размещения на равнинах Евразии и Северной Америки. I Делегатский съезд почвоведов, секция мелиорации почв. Тезисы докладов.

Изменения климата со времени последнего оледенения на материках северного полушария. Бюлл. МОИП, отд. геолог., 33, 2. (Автореферат доклада).

Новые данные о межледниковых отложениях у с. Коренева Московской обл. Бюлл. комисс. по изуч. четвертич. периода, 22.

Новые разрезы рисс-вюрмских (микулинских) межледниковых отложений: гора «Прялица» (на реке Меже) и гора «Мачеха» (с. Микулино). Смоленский краеведческий н.-и. инст., сб. работ, 2.

К истории флоры и растительности севера Западной Сибири в послеледниковое и позднеледниковое время. Бот. журн., 7.

1959

Новые данные о межледниковых отложениях у Жидовщизны под Гродно. Докл. АН БССР, 3, 2.

Рецензия: М. И. Нейштадт. История лесов и палеогеография в голоцене (1957) и о некоторых принципиальных вопросах палеогеографии. Бот. журн., 9.

О болотах и торфяниках Северной Америки. Почвоведение, 10.

Термическая волна позднего плейстоцена и развитие растительности. Изв. АН СССР, сер. географ., 6.

О стратиграфии рисс-вюрмских отложений у с. Коренева Московской обл. Бюлл. МОИП, отд. геолог., 34.

1960

Prof. Dr. N. Kac (UdSSR). Moorentypen und ihre Verteilung in kalten und milden Zonen der nördlichen Hemisphäre. VII. Internationaler Kongress für universelle Moorforschung. Резюме доклада на VII Международном конгрессе по общему исследованию торфа. Франтишкове Лазно.

О климате ледниковых эпох в связи с вопросом развития оледенений. Изв. Всесоюзн. географ. общ., 1.

Рецензия: А. В. Домбровская, М. М. Коренева и С. Н. Тюремнов. Атлас растительных остатков, встречаемых в торфе. 1959, Бот. журн., 45, 8.

О типах болот умеренной зоны северного полушария и их распределении. В сб.: Вопросы ботаники, 3.

О типах и размещении выпуклых болот на побережье западных морей СССР. Тезисы докладов. Региональное совещание по вопросам геоботанического исследования болот Северо-Запада СССР. Тарту.

(Совместно с С. В. Кац). Семена *Euryale* из плиоцена нижней Камы. ДАН СССР, 136, 1.

(Совместно с С. В. Кац): Ископаемая флора и растительность миндель-рисских межледниковых отложений у дер. Жидовщизна под Гродно. Бюлл. комисс. по изуч. четвертичн. периода, 25.

1961

О классификации болот. Бот. журн., 4.

Новые данные по флоре четвертичного периода и ее изменения во времени. Матер. совещ. по изуч. четвертичн. периода, 1.

О выпуклых болотах побережий морей на западных границах СССР. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 66, 2.

(Совместно с С. В. Кац). О межледниковых отложениях у с. Раздол Дрогобычской обл. Бюлл. комисс. по изуч. четвертичн. периода, 26.

(Совместно с С. В. Кац). О межледниковых отложениях у дер. Сухой Починок Ельнинского района Смоленской области. Бот. журн., 46, 6.

(Совместно с С. В. Кац и Ю. Ф. Чемековым). Тетюхинский торфяник и его значение для стратиграфии четвертичных отложений юга советского Дальнего Востока. Геология и геофизика, 4. АН СССР, Сибирское отделение.

1962

(Совместно с С. В. Кац). О флоре и растительности нижней Камы. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 67, 4.

О границе между четвертичным (антропогеновым) и неогеновым периодами. Тр. комисс. по изуч. четвертичн. периода, 20.

1963

О типах выпуклых болот на побережье западных морей СССР. Уч. зап. Тартуского гос. унив., 145.

О строении и развитии межледниковых торфяников и сапропелевых отложений. Международный конгресс по торфу в Ленинграде, 1963 г.

(Совместно с М. И. Нейштадтом). Болота. В сб.: Западная Сибирь. Географ. инст. АН СССР.

1964

В защиту некоторых достижений палеоботаники и палеогеографии, а также пыльцевого метода. (По поводу статьи П. И. Дорофеева «Новые данные о плейстоценовых флорах Белоруссии и Смоленской обл.». Матер. по истории флоры и растит. СССР, 4. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 2.

Рецензия: П. И. Дорофеев. Третичные флоры Западной Сибири. 1963. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 3.

1965

(Совместно с С. В. Кац и М. Г. Кипиани). Атлас-определитель плодов и семян, встречающихся в четвертичных отложениях СССР. Изд. «Наука».

М. И. Нейштадт.

Институт географии
Академии наук СССР,
Москва.

Получено 26 IV 1965).

БОТАНИЧЕСКИЕ ПУТЕШЕСТВИЯ

УДК 581.9 (65)

В. П. Бочанцев

ПО СЕВЕРНОМУ АЛЖИРУ

С 5 рисунками

V. P. BOTSCHANTZEV. THROUGH THE NORTHERN ALGIERS

18 декабря 1964 г. я вылетел в Алжир, а 26 июня 1965 г. возвратился в СССР. В Алжире я принимал участие в работах в области сельского хозяйства, осуществляемых там советскими специалистами. Моей задачей было изучить растительность тех участков, где велись работы, и на этом основании высказать соображения о пригодности исследуемых земель для возделывания тех или иных сельскохозяйственных культур. Кроме того, нужно было учесть запасы естественных кормов некоторых пастбищных массивов. Работа проводилась в основном в равнинных пустынях северной Сахары, а также в низкогорных пустынях Высоких плато. В Сахаре обследовались районы гг. Бискра, Гардая, Лагуат и громадного солончака Шотт-эль-Ходна. На Высоких плато — бассейны уэдов Туиль и Нахр-Уассель и окрестности соленого озера Зарез Рарби; помимо этого, работа велась на плато между гг. Батна и Константина. За шесть с лишним месяцев пребывания в стране я проехал по ее пустыням более 25 тыс. км. Мои маршруты проходили через следующие города: Константина, Батна, Бискра, Тугурт, Уаргла, Эль-Голеа, Гардая, Лагуат, Джельфа, Бу-Саада, М'Силя, Барика, а также через города Медеа, Трезель, Шеллала, Афлу и другие населенные пункты.

В результате работы я составил карты (в масштабе 1 : 500 000) и описания растительности района г. Бискра, северо-восточного побережья солончака Шотт-эль-Ходна и окрестностей соленого озера Зарез Рарби, а также характеристики растительности плато к северу от г. Батна и районов гг. Гардая и Лагуат; на основании изучения растительности я дал рекомендации по рациональному использованию земель обследованных территорий, составил схематическую карту (в масштабе 1 : 500 000) пастбищ бассейнов уэдов Туиль и Нахр-Уассель и определил примерный запас естественных кормов этого участка. В процессе работы собрал большой гербарий, примерно в 4000 листов. Что же собой представляет растительность этой части Алжира? Попытаюсь ее охарактеризовать. Однако считаю необходимым перед этим сообщить некоторые данные об устройстве поверхности и о климате рассматриваемой территории.

Вдоль средиземноморского побережья Алжира протянулась горная система Телль Атлас, в глубь страны за ней следует другая горная цепь — Сахарский Атлас. Пространство между ними носит название Высоких плато, а к югу от Сахарского Атласа простирается Сахара; объектами моих исследований были некоторые участки Высоких плато и северной Сахары.

Высокие плато — это пересеченная уэдами равнина с разбросанными по ней небольшими горными цепями, солеными озерами и солончаками. Поднята эта равнина довольно высоко: ее отметки лежат в пределах 600—1100 м над ур. м.; горные цепи, расположенные на плато, имеют высоты до 1500 м над ур. м. На Высоких плато выпадает от 250 до 500 мм осадков в год, помимо того, сток с окружающих гор еще более повышает водообеспеченность отдельных участков плато. Осадки выпадают преимущественно зимой, иногда бывает снег и наблюдаются отрицательные температуры.

Северная Сахара имеет равнинный характер. Ее абсолютные отметки лежат в пределах от 30 м ниже ур. м. до 750 м над ур. м. Поверхность пустыни то песчаная, то глинистая, то каменистая, то песчано-галечниковая, пересеченная уэдами, с разбросанными кое-где различной величины солончаками. Эти уэды — или неглубокие, далеко отстоящие друг от друга русла с пологими берегами (в большей части Сахары), или узкие глубокие ущелья, густой сетью прорезающие каменистую пустыню (особенно в районе г. Гардая). Осадков в северной Сахаре выпадает мало: от 40 до 250 мм в год,

что все же дает возможность развиваться растительности повсеместно (на скалах, песках и солончаках). Осадки главным образом зимние; иногда бывают заморозки.

Растительность Высоких плато относится к низкогорным пустыням и сложена в основном следующими типами: альфовая пустыня, полынная пустыня, растительность песков и растительность солончаков. Растительность Высоких плато я наблюдал в окрестностях соленого озера Зарез Рарби, к западу от него в бассейнах уэдов Туиль и Нахр-Уассель и в других местах.

Альфовая пустыня занимает супесчаные пространства на Высоких плато или каменистые склоны разбросанных на плато невысоких гор. Основными растениями ее являются многолетники: *Stipa tenacissima* Loefl. (альфа), *Lygeum spartum* Loefl., *Artemisia campestris* L., *Matthiola fruticulosa* (L.) Maire, *Tulipa silvestris* L. и др. Весной среди них развиваются в незначительном количестве однолетники, в частности: *Bromus rubens* Jusl., *Eruca vesicariria* (L.) Car., *Hyoseris scabra* L. и пр. Альфовая пустыня служит пастбищем преимущественно для верблюдов. Альфа, помимо того, является сырьем для изготовления бумаги.

Суглинистые участки Высоких плато поросли в основном *Artemisia herba-alba* Asso, *Atractylis serratuloides* Sieb., *Noaea mucronata* (Forsk.) Aschers. et Schweinf., *Thymelaea hirsuta* Endl. и другими, реже встречающимися многолетними растениями. Однолетников (главным образом эфемеров) в полынной пустыне больше, чем в альфовой, это: *Koeleria phleoides* (Vill.) Pers., *Bromus rubens* Jusl., *Lolium rigidum* Gaud., *Hordeum leporinum* Link, *Stipa retorta* Cav., *Eruca vesicaria* (L.) Car., *Alyssum psilocarpum* Boiss., *Medicago turbinata* (L.) Willd., *Malva aegyptiaca* L., *Hyoseris scabra* L. и пр. В полынной пустыне бассейна уэда Туиль, по ответвлениям уэда или между ними в небольших бессточных понижениях, встречаются группы деревьев *Pistacia atlantica* Desf., иногда вместе с кустарником *Zizyphus lotus* (L.) Desf. Очень часто полынники Высоких плато распахиваются под богарные посевы зерновых (обычно ячменя, реже пшеницы). Целина и залежи в полынниках служат весенними, летними и осенними пастбищами для овец, коз и верблюдов.

Главнейшими растениями сравнительно небольших песчаных массивов Высоких плато являются: *Aristida pungens* Desf., *Retama raetam* (Forsk.) Webb et Berth., *Erysimum bacconei* (All.) Pers., *Thymelaea microphylla* Coss. et Dur., *Eremobium longisiliquum* (Coss.) Boiss., *Scabiosa arenaria* Forsk. и т. д.

На солончаках обычно растет *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) M. B., другие растения, как-то: *Arthrocnemum glaucum* (Del.) Ung.-Strenb., *Suaeda fruticosa* L., различные виды *Tamarix*, *Atriplex coriacea* Forsk., *Frankenia thymifolia* Desf., *Salsola tetrandra* Forsk. и другие встречаются там в меньшем числе. На песчаных массивах и солончаках выпасают скот.

Растительность равнинных пустынь северной Сахары довольно разнообразна. Ее состав зависит и от количества осадков, от глубины залегания грунтовых вод и от характера почвенного покрова.

Подавляющая часть территории северной Сахары служит зимним пастбищем для овец, коз и верблюдов. В другие сезоны года основное поголовье скота перегоняется на Высокие плато и в горы Сахарского и Телль Атласа.

Самые пониженные места северной Сахары (уэды и бессточные впадины) с близко расположенными грунтовыми водами и глинистыми почвами заняты солончаками.

Большинство оазисов северной Сахары располагается или в уэдах или по окраинам этих впадин. Основная сельскохозяйственная культура сахарских оазисов — финиковая пальма.

На солончаках очень часто встречаются чистые заросли *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) M. B. В других случаях там растут: *Arthrocnemum glaucum* (Del.) Ung.-Sternb., *Suaeda mollis* (Desf.) Del., *Frankenia thymifolia* Desf., *Salsola baryosma* (Roem. et Schult.) Dandy, *Limonium pruinosum* (L.) Kuntze, *Cressa cretica* L. и др. Растут на солончаках и однолетники: *Mesembryanthemum nodiflorum* L., *Aizoon hispanicum* L., *Spregularia diandra* (Guss.) Heldr. et Sart., *Calendula aegyptiaca* Desf., *Cotula anthemoides* L., *Nasturtiopsis coronopifolia* (Desf.) Boiss. и др.

Песков в этой части Сахары сравнительно немного (рис. 1). Их растительность состоит из *Aristida pungens* Desf., *Retama raetam* (Forsk.) Webb. et Berth., *Ephedra alata* DC., *Calligonum comosum* L'Herit., *Hammada schmittiana* (Pomel) Botsch., *Thymelaea microphylla* Coss. et Dur., *Euphorbia guyoniana* Boiss. et Reut., *Ermobium longisiliquum* (Coss.) Boiss., *Moltkiopsis ciliata* (Forsk.) I. M. Johnst., *Danthonia forskahlei* (Vahl) R. Br., *Cutandia memphitica* (Spreng.) Richt., *Asphodelus refractus* Boiss. и т. д. Довольно часто песчаные массивы подпитываются грунтовыми водами, засоляющими песок, и тогда там начинают появляться, помимо перечисленных, различные виды *Tamarix*, *Nitraria retusa* (Forsk.) Aschers., *Traganum nudatum* Del., *Atriplex halimus* L., *Limoniastrum guyonianum* Dur., *Salsola tetrandra* Forsk. и пр.

Подавляющая же часть северной Сахары сглажена и в значительной части имеет песчано-галечниковую поверхность. Северо-западная, более высоко поднятая часть этих пустынь несет покров из *Hammada scoparia* (Pomel) Iljin (рис. 2), *Ferula vesceritensis* Coss. et Dur., *Astragalus armatus* Willd. (рис. 3), *Morikandia suffruticosa* Desf., *Farsetia aegyptiaca* Turra, *F. hamiltonii* Royle, *Pituranthos scoparius* (Coss. et Dur.) Benth. et Hook., *Pergularia tomentosa* L., *Stipa parviflora* Desf., *Traganum nudatum* Del., *Zygophyllum cornutum* Coss., *Gymnocarpos decandrus* Forsk., *Salvia aegyptiaca* L., *Kicxia aegyptiaca* (L.) Nábělex, различных видов *Helianthemum*, *Cleome africana* Botsch. и пр. Кое-где в этой пустыне, по уэдам или в небольших блюдцевидных понижениях, разбросаны группы крупных с шаровидной кроной деревьев *Pistacia atlan-*



Рис. 1. Пески в окрестностях селения Себсеб. (Фотография рис. 1—5 В. В. Матвеева).

На переднем плане — *Aristida pungens* Desf.; *на заднем* — деревья *Tamarix aphylla* (L.) Karst.



Рис. 2. *Hammada scoparia* (Pomel) Iljin около сел. Берриан.

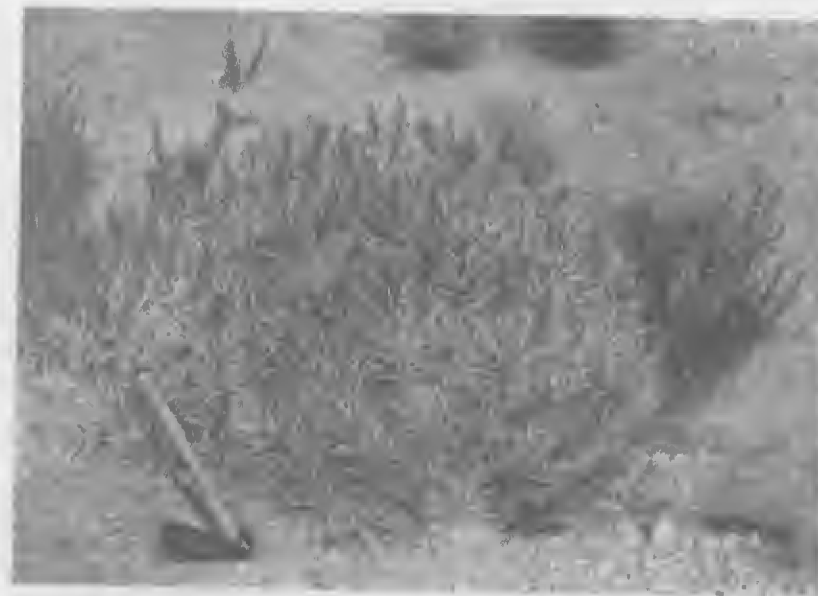


Рис. 3. *Astragalus armatus* Willd. у г. Лагуат.



Рис 4. Кустарник *Zizyphus lotus* (L.) Desf., *вдали* — дерево *Pistacia atlantica* Desf. в уэде вблизи сел. Гуэррара.

tica Desf., между которыми растут куртины очень колючего кустарника *Zizyphus lotus* (L.) Desf. (рис. 4). Кроме того, у воды по уэдам северной части этого типа пустыни встречаются обильные заросли *Nerium oleander* L., а по сухим уэдам на юге — заросли кустарникового крестоцветного *Oudneya africana* R. Br. (рис. 5).

Юго-восточная часть обследованного мною участка Сахары расположена значительно ниже северо-западной его части и, хотя точно также имеет песчано-галечниковую поверхность, несет другой растительный покров. Основными растениями там являются: *Thymelaea microphylla* Coss. et Dur., *Hammada schmittiana* (Pomel) Botsch., *Traganum nudatum* Del., *Anabasis articulata* (Forsk.) Moq., *Salsola tetrandra* Forsk., *Androcymbium gramineum* (Cav.) M. Bride, *Asphodelus tenuifolius* Cav., *Bassia muricata* (L.) Aschers. и др.

Необходимо особо отметить, что в Алжире (в северной Сахаре, в Сахарском и Телль Атласе и на Высоких плато) огромные пространства заняты выходами третичных пестроцветных пород. Здесь и красные песчаники, и разноцветные глины, и гипсы. Растительность пестроцветных толщ необычайно своеобразна. Постоянно сохраняя общую картину пестроты состава и оригинальность форм, она меняется в деталях на каждом шагу, в зависимости от высоты местности и почвенно-грунтовых условий.



Рис. 5. *Oudneya africana* R. Br. в уэде у г. Гардая.

Подавляющая часть зарослей *Stipa tenacissima* Loefl. приурочена к супесчаным пространствам Высоких плато, возникшим в результате разрушения красных песчаников; крупное кустарниковое крестоцветное — *Oudneya africana* R. Br. — обитает на красных глинах южных участков северной Сахары; мясистое сложноцветное — *Hertia cheirifolia* (L.) Kuntze — специфическое растение красных глин на Высоких плато; *Salsola longifolia* Forsk., кустарниковая солянка с супротивными листьями, тяготеет к выходам гипсов в северной части Сахары. Вместе с этими характерными видами растет множество необычных многолетних, но особенно однолетних растений, преимущественно эфемеров, из самых разнообразных семейств, точно так же сменяющихся в зависимости от мельчайших нюансов условий обитания. Среди них масса крестоцветных, сложноцветных, губоцветных, бобовых и др. В общем же складывается картина, настолько похожая на пестроцветы где-нибудь в Средней Азии, что подчас забываешь, что находишься в Алжире. И невольно приходит в голову мысль: вот она основная специфическая особенность «Древнего Средиземья». Становится совершенно очевидным, что именно здесь, на выходах пестроцветных третичных пород, на огромных пространствах от Атлантического океана до Центральной Азии в основном сложилась и продолжает развиваться исключительно интересная, богатейшая флора „Древнего Средиземья", которой посвящены блестящие работы М. Г. Попова. Другие же почвенно-грунтовые разности территории, как-то пески, континентальные солончаки и пр., в силу своего относительного постоянства на всем протяжении Древнего Средиземья не могли дать такого фейерверка многообразия растительных форм. Примером может служить солончаковое растение *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) M. B., сохранившееся неизменным на протяжении всего Древнего Средиземья от Атлантики до Центральной Азии.

Это сообщение является предварительным. Более детальное описание растительности, как и освещение флористического своеобразия исследованной территории можно будет осуществить после тщательной обработки собранной мною в Алжире коллекции растений.

ХРОНИКА

УДК 006.3 : 633.2/.3

ВТОРАЯ НАУЧНАЯ СЕССИЯ ПО ЛУГОВОДСТВУ 27—30 VII 1965 В САКУ (ЭСТОНИЯ)

E. P. MATVEYEVA SECOND SCIENTIFIC SESSION ON GRASSLAND MANAGEMENT HELD AT SAKU (ESTONIA) ON IULY 27—30 1965

С 27 по 30 июля 1965 г. в Эстонии, в Научно-исследовательском институте земледелия и мелиорации Эстонской ССР, находящемся в Саку, недалеко от г. Таллина, состоялась вторая научная сессия по луговодству. В ней участвовало 110 человек, приехавших из других республик — многочисленные представители научных учреждений РСФСР, УССР, БССР, Молдавской ССР, Литовской ССР, Казахской ССР, Узбекской ССР и 100 местных участников, прибывших на сессию.

Очень интересный доклад сделал директор Института земледелия и мелиорации Эстонской ССР **И. Юриссон.** Он убедительно доказал рентабельность содержания молочного стада в течение всего вегетационного периода на культурном пастбище. Он показал при этом, что пастбищный корм — самый дешевый вид корма, за счет которого можно покрыть 85% потребности в нем животных в течение пастбищного сезона. С применением азотных удобрений пастбища могут давать 4000—5000 кормовых единиц, а с применением дополнительно полива — до 8000 единиц. Юриссон рассказал об очень хорошей организации пастбищного хозяйства Саку, которое создано всего пять лет тому назад и является высокодоходным научным и производственным центром. Основное содержание его доклада опубликовано в виде отдельной брошюры «Пути создания устойчивой кормовой базы в Эстонской ССР», Саку, 1965.

Заведующий отделом культурных сенокосов и пастбищ того же института **Р. Тоомре** доложил о возможностях и перспективах использования культурных пастбищ в крупных хозяйствах. Себестоимость кормовой единицы корма культурного пастбища колебалась за ряд лет в пределах 1.5—2 коп. На культурных сенокосах она возрастает до 3—4 коп. Большое значение придается созданию пастбищных центров, в которых сосредоточены как пастбища, так и все необходимые постройки для обслуживания животных в течение всего года.

Об опыте по созданию и использованию культурных пастбищ в Литовской ССР доложили научные сотрудники Института земледелия Литовской республики проф. **И. Тонкунас** и **Л. Каджюлис.** Важным в их сообщении является то, что на основании долголетних исследований установлена целесообразность высева на многолетних культурных пастбищах травосмесей не слишком упрощенных (клевер луговой и тимофеевка), а более сложных (мятлик луговой, овсяница луговая, клевер белый, клевер розовый или красный (луговой), тимофеевка луговая, а иногда еще и ежа сборная). При таком составе быстрее формируется постоянный пастбищный травостой без падения продуктивности.

И. Лукашявичус, научный сотрудник Отделения Института земледелия Литовской ССР в Воке, сообщил, что Мелиоративно-строительное управление, ведающее с 1957 г. освоением земель в республике, обязано сдавать хозяйствам участки, уже засеянные семенами трав, дающие укосной зеленой массы около 4 т/га. Это обязательство повысило ответственность мелиораторов за проведение работ и сделало рентабельными вновь осваиваемые земли. В Литве уже заложено 50 000 га таких пастбищ.

О результатах работ Латвийского института земледелия доложил **П. Поммерс**, сообщивший об ускоренном создании культурных пастбищ с организацией выпаса в год посева семян трав. Лучшие результаты показывает ежа сборная, дающая за девять укосов 5000—6000 кормовых единиц при условии внесения азотных удобрений.

О создании культурных пастбищ в Северо-Западном научно-исследовательском институте сельского хозяйства (Ленинградская обл., «Белогорка») сделал доклад заведующий отделом сенокосов и пастбищ этого института **Д. Иванов.** Он сообщил, что при соблюдении соответствующих правил агротехники культурные пастбища, созданные институтом в Белогорке, не уступают английским и голландским, с которыми ему довелось лично познакомиться.

Академик ВАСХНИЛ **И. В. Ларин** (Ленинград) рекомендовал комбинированное сенокосно-пастбищное использование культурных травостоев, так как оно лучше регулирует жизнедеятельность верховых и низовых растений, способствуя долголетию травостоев. Он отметил также, что во всех районах достаточного увлажнения, где хорошо развиваются многолетние травы, их надо использовать на выпас, сено, силос и заготовку высококалорийных и витаминных кормов, избегая дорогостоящих однолетних культур.

Об использовании и продуктивности культурных пастбищ по природно-хозяйственным районам европейской части СССР рассказал научный сотрудник Всесоюзного института кормов **А. Андреев.**

Продуктивность культурных пастбищ в этих районах колеблется от 20 до 50 ц/га кормовых единиц в зависимости от разных причин и факторов. Наивысшая продуктивность может быть получена на низинных лугах и осушенных болотах и наименьшая — на эродированных землях.

О культурных пастбищах в БССР (Брестская обл.) рассказала научный сотрудник опытной станции **В. Пиотрашко.** Там они создаются как на осушенных торфяниках, так и на минеральных почвах.

Об организации многолетних культурных пастбищ на естественных кормовых угодьях Украины доложил заведующий отделом кормопроизводства Украинского научно-исследовательского института земледелия **П. Куксин.** Исследования в течение последних 6—8 лет показали, что в условиях Полесья западной лесостепи, горных и предгорных районов Карпат, создание культурных пастбищ на месте естественных кормовых угодий вполне рационально. Они дают 30—50 и более ц/га кормовых единиц. Себестоимость кормовой единицы колеблется от 0.5 до 2 коп.

Заведующий отделом кормопроизводства Научно-исследовательского института земледелия и животноводства западных районов Украины **И. Несмиян** сообщил, что в Западной Украине насчитывается более 2 млн га естественных кормовых угодий, что составляет от общей площади 30% сельскохозяйственных угодий. Культурные пастбища дают до 5000 кормовых единиц с гектара, естественные же очень низкоурожайны. Однако докладчик считает, что необходимо возделывать и однолетние кормовые культуры на подкормку животным в периоды недостатка кормов на культурных и естественных пастбищах.

Научные сотрудники Предкарпатской сельскохозяйственной опытной станции **С. Бегей** и **В. Опицук** доложили о путях создания многолетних культурных пастбищ в условиях Предкарпатья. Естественные кормовые угодья там составляют 19.8% площади сельскохозяйственных земель.

При поверхностном улучшении урожай зеленой массы равнялся 230.7 ц/га, или 4514 кормовых единиц, при коренном же — 237.8, или 4756 кормовых единиц. Травостой, созданный поверхностным улучшением, использовался на пастбище на 81.8%, при коренном улучшении — на 88.3%. Себестоимость кормовой единицы при коренном улучшении составила 0.77 коп. против 0.57 коп. себестоимости поверхностного улучшения. Практически результаты близкие.

Проф. **П. Г. Андреев** (ТСХА) рассказал о результатах работ в подмосковных совхозах по дождеванию пастбищ с применением удобрений и использованием бытовых и промышленных вод. За два года проведения опытов на опытных полях Академии получили 554 ц/га зеленой массы по сравнению с контролем 263 ц/га. Об этом частично мы уже сообщали ранее (Бот. журн., № 4, 1965).

Н. Г. Андреев сообщил также о результатах работы прошедшего в июле 1965 г. в Голландии симпозиума по применению азотных удобрений на сенокосах и пастбищах. Новым является установление факта, что большие дозы азотных удобрений, применяемые на пастбищах, не влияют отрицательно на организм животных. Продуктивность пастбищ Голландии в среднем более 5000 кормовых единиц. Вносятся очень высокие дозы азота (в среднем по стране вносят 150 кг/га).

Исключительный интерес представляет создание польдеров на месте мелководий моря. Для создания почвы, после откачки воды производится с самолета посев семян *Phragmites communis*, травостой которого косят и запахивают на месте в течение 5—6 лет. Затем обвалованные участки осушают закрытым дренажем и сеют предварительные культуры в течение 14—16 лет, после чего эти участки залужают на долгие годы. Осушение и предварительное освоение проводит государство. После налаживания хозяйства и постройки жилых домов участки сдаются в аренду надежным хозяевам. В Голландии практикуется смешанное сенокосно-пастбищное использование культурных лугов. Скот на пастбище находится круглосуточно.

Президент ВАСХНИЛ акад. **П. П. Лобанов** обратил внимание ученых на необходимость разработки биологических мер борьбы за урожай, так как часто химические способы уничтожения сорных растений и животных вредителей приводят к отрицательным явлениям, не всегда учитываемым непосредственно. Не менее важной задачей является разработка биологических и физиологических основ кормления животных и повышения усвояемости кормов. Лобанов призвал ученых искать пути наиболее быстрого и экономичного решения задач, поставленных мартовским Пленумом ЦК КПСС 1965 г. по увеличению сельскохозяйственной продукции, повышению ее качества и снижению себестоимости.

Президент АН Эстонской ССР **И. Г. Эйхфельд** в заключительном слове сказал, что в вопросах разработки основ создания культурных пастбищ в СССР сельскохозяйственная наука не отстает от зарубежной, но, к сожалению, практика создания их еще оставляет желать лучшего.

По окончании докладов и выступлений все участники выехали на экспериментальные базы для ознакомления с их работой.

В Куузику (база Института земледелия и мелиорации Эстонской ССР) научный сотрудник отдела культурных сенокосов и пастбищ **Л. Рааве** сделал сообщение о высокоурожайных загонах для телят как важном звене в системе использования культурных пастбищ в крупных хозяйствах. До недавнего времени вопрос о содержании летом телят на пастбище был спорным. Исследования этого вопроса дали положительные результаты, важно только, чтобы трава пастбищ для телят была богата протеином и кальцием при продуктивности не ниже 4000 кормовых единиц с га. Телята хорошо поедают в молодом состоянии мятлик луговой, райграс пастбищный, тимофеевку луговую, ежу сборную, клевера белый и красный, стравливая травостой 6—8 раз за пастбищный сезон.

Затем была осмотрена Кехтнасская свиноводческая контрольно-опытная станция Института животноводства и ветеринарии. Здесь изучаются различные специальные вопросы кормления и содержания свиней.

Далее участники посетили Вяндрасскую опытную станцию того же института. По сообщению заведующего станции **Э. Кеэваллик**, молочный скот здесь содержится весь пастбищный сезон на культурных пастбищах. Удои составляют 5000 кг молока на корову. Имеются культурные пастбища 48—50-летнего возраста, на них преобладают мятлик луговой (75—80%) и клевер белый, средний урожай — 3000 кормовых единиц с гектара. Корма на 90—95% выращиваются в хозяйстве и только 5—10% их покупается. Летнее кормление обходится в 2—3 раза дешевле зимнего. При содержании скота на пастбищном корме получается 60% годового надоя молока.

Привес телят, находящихся на пастбищном корме, составляет 800 г в сутки, а при зимнем кормлении в телятнике — 300 г. Культурные пастбища удобряются наравне с зерновыми культурами.

Кроме названных исследовательских учреждений была осмотрена известная селекционная станция в Йыгева. Заведующий сектором луговых трав Отдела культурных сенокосов и пастбищ Института земледелия и мелиорации **А. Адоян** показал здесь культурные долголетние пастбища и доложил о системе борьбы с сорняками на культурных пастбищах.

Интересна предложенная Адояном классификация сорных растений культурных пастбищ, к которым относятся все несеяные травы. Среди них устанавливается 6 групп двух категорий: I вредные (абсолютно) и среди них — 1) опасные (щучка дернистая, одуванчик); 2) непоедаемые (сурепка обыкновенная, щавель туполистный и курчавый, бодяк ланцетолистный, лютик едкий и др.); 3) малопоедаемые (лапчатка, черноголовка, подорожник большой и др.); II поедаемые и среди них — 4) малоурожайные (спорыш, купырь лесной, камыш лесной, осока обыкновенная, мятлик однолетний); 5) вкусовые (манжетка обыкновенная, подорожник ланцетолистный, бедренец камнеломковый, кровохлебка лекарственная, цикорий обыкновенный); 6) диэтические, вкусовые (тмин обыкновенный, тысячелистник обыкновенный, кульбаба осенняя), пригодные для ограниченного посева.

Последним осмотренным объектом была опытная база Тоома. Научный сотрудник базы **Э. Раудсепп** дал подробные пояснения по вопросу о значении кормов культурных пастбищ для разрешения задачи увеличения продукции молока. Культурные пастбища опытной базы созданы на осушенных торфяниках; растения равномерно обеспечиваются водой в течение всего вегетационного сезона. Опытные пастбища созданы из расчета 0.7—0.8 га на корову. Для 80 коров имеется 46 загонов, в среднем по 1.6 га каждый. Проводится 5—6 стравливаний в сезон, примерно в течение 133—143 дней (с 1953 г.). Урожай кормовой массы составляет в среднем 2884 кормовых единицы с га по зоотехническому учету. Сухого вещества в растениях, выращенных на осушенных торфяниках, немного меньше, а сырого протеина больше по сравнению с пастбищами на минеральных почвах; на последних — выше обеспеченность растений минеральными веществами и соединениями. Особенно острым может быть недостаток фосфора, меди и кобальта на пастбищах торфяников, что устраняется применением соответствующих подкормок.

Е. П. Матвеева.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
г. Ленинград.

(Получено 23 VIII 1965).

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 006.22 : 581.9+581.524.44 (477)

О РАБОТЕ СЕКЦИИ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ УКРАИНСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА ЗА 1964 И 1965 гг.

M. I. KOTOV. ON THE WORK OF THE SECTION OF FLORA AND VEGETATION OF THE UKRAINIAN BOTANICAL SOCIETY DURING 1964—1965

В годы, прошедшие после перевыборов, секция работала в таком составе: председатель секции докт. б. н. проф. М. И. Котов, члены секции — докт. б. н. проф. М. В. Клоков, проф. А. И. Соколовский, канд. б. н. А. Ф. Бачурина и С. С. Харкевич (зам. председателя), В. И. Дырдовский и секретари Б. В. Заверуха и О. Н. Дубовик.

Работа секции заключалась в проведении заседаний, на которых в среднем присутствовало по 20—25 человек, а на некоторых 60—70; в основном это сотрудники отделов высших растений, геоботаники и истории флоры Института ботаники АН УССР, сотрудники ботанических садов — Центрального академического и университетского сада им. акад. А. В. Фомина, а также кафедры ботаники Киевского государственного университета. В 1964 г. было проведено 6 заседаний, на которых было прочитано 15 докладов по флоре, систематике высших растений, по геоботанике, растительным рессурсам, палеоботанике; рефераты и информационные доклады.

В январе специальное заседание было посвящено памяти известного ботаника М. Г. Попова, работавшего на Украине; были прочитаны доклады: Д. Н. Доброчаевой «Жизнь и деятельность М. Г. Попова», М. И. Котова «Древнее Средиземноморье в понимании М. Г. Попова и современные взгляды на Средиземноморье» и Д. Н. Доброчаевой «Взгляды М. Г. Попова на роль гибридизации в эволюции растительного мира». Февральское заседание было посвящено проблеме вида у растений, было прочитано 3 доклада: Е. Д. Висюлиной «О новой книге К. М. Завадского „Учение о виде у растений“», Г. А. Кузнецовой «Взгляды акад. С. И. Коржинского на видообразование» и С. С. Смолко «Взгляды И. К. Пачоского на вид и расу». Все эти доклады широко обсуждались.

По флоре было прочитано 2 доклада: А. И. Барбарича и М. И. Котова «Флора окр. г. Остра Черниговской области» и Г. К. Смыка «Флористические особенности Овручско-Словечанского кряжа».

По систематике растений сделал доклад Б. Е. Балковский «Что такое диагностическая оценка признаков у растений?», по геоботанике — Д. Я. Афанасьев «Фитоаспекты днепровских лугов», по растительным ресурсам — С. С. Харкевич «Новые кормовые растения природной флоры Кавказа на Украине». По палеоботанике 2 доклада прочитала Н. А. Щекина, «Новые сведения о растительности юга Украины в понтическом веке» и «О нахождении пыльцы рода *Acacia* в неогеновых отложениях Украины». Информационных докладов прочитано было 2: Е. Д. Висюлиной «О III Республиканской межвузовской конференции кафедр биологии педагогических вузов Украины» и Д. Н. Доброчаевой «Информационное сообщение о научной работе молдавских ботаников».

В 1965 г. на секции флоры и растительности было проведено 7 заседаний с 18 докладами. Из них 2 доклада — флористические: С. С. Харкевич «Новое местонахождение редкого рода природной флоры Кавказа — пухырницы *Vesicaria*» и В. И. Чопик «Новые и малоизвестные растения из флоры Украинских Карпат», 2 доклада — И. И. Спкура «Род *Eremurus* во флоре Средней Азии» и О. Н. Дубовик и М. В. Клоков «Критические замечания о *Ranunculus pedatus*».

По геоботанике было прочитано 2 доклада: Г. И. Билыком и В. С. Ткаченко «Растительность бассейна р. Северского Донца и Приазовья» и М. И. Котовым «Докторская диссертация Д. И. Сакало „Степная флора УССР, пути и закономерности ее исторического развития“». По растительным ресурсам также 2 доклада: Б. В. Заверуха и Д. В. Стрелко «О динамике накопления витаминов у некоторых дикорастущих ранневесенних растений» и А. А. Пироженко «Обзор представителей рода азалиевых флоры Дальнего Востока и перспективы их введения в культуру в УССР».

Одно заседание, 4 октября, было посвящено памяти недавно скончавшегося Д. И. Сакало; с докладами выступили М. В. Клоков «Жизнь и деятельность Д. И. Сакало» и М. И. Котов «О докторской диссертации Д. И. Сакало» (доклад упомянут выше). 8 докладов было информационных — об экспедициях и о поездках на съезды: Е. М. Брадис и А. Ф. Бачурина «Совещание по современным методам исследования болот в г. Ленинграде», А. И. Соколовский «Поездка в Приморский край»; Г. И. Билык и М. И. Котов «О координации работ по флоре и растительности в г. Ленинграде в марте 1965 года»; С. С. Харкевич «Третья конференция по высокогорьям в г. Фрунзе»; В. И. Дырдовский «Ботанические впечатления об экспедиции на Алтай»; О. И. Токарский «Результаты ботанической экспедиции в Горный Алтай в 1964 году»; М. И. Котов и Г. А. Кузнецова «Координация работ по флоре и растительности в г. Симферополе в октябре 1965 года».

М. И. Котов.

Институт ботаники
Академии наук Украинской ССР,
Киев.

(Получено 4 I 1966).

Vol. LI June 1966 № 6

BOTANICAL JOURNAL

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U. S. S. R.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

ИСПРАВЛЕНИЯ

В статье Г. М. Зозулина «Опыт посева дуба в разных условиях окружения в центральных районах лесостепи», опубликованной в № 2 «Ботанического журнала» за 1966 г., по недосмотру автора допущена ошибка: в табл. 3 на стр. 275 в 5-м варианте опыта (распаханная остепненная поляна без ухода) показана средняя глубина проникновения корней в почву 694 см, в действительности же эта глубина равна 133 см.

Редакция.

Подписано к печати 10/VI 1966 г. М-11241. Формат бумаги $70 \times 108^1/_{16}$. Бум. л. $4^{13}/_{16}$. Печ. л. $9^1/_4 + 3$ вкл. ($^3/_8$ печ. л.) = 13.48 усл. печ. л. Уч. изд. л. 15.07. Тип. зак. 864. Тираж 2785

1-я тип. издательства «Наука». Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12